

Archiv

für

Protistenkunde

begründet von

Dr. Fritz Schaudinn,

herausgegeben

von

Dr. M. Hartmann und **Dr. S. von Prowazek**
Berlin. Hamburg.

Supplement I.
Festband zum 25jährigen Professoren-Jubiläum des Herrn Geheimen
Hofrat Professor Dr. Richard Hertwig.

Mit 19 Tafeln und 56 Textfiguren.



JENA.
Verlag von Gustav Fischer.
1907.

Festband

zum

25 jährigen Professoren-Jubiläum

des

Herrn Geheimen Hofrat

Prof. Dr. Richard Hertwig

in

München.

Mit 19 Tafeln und 56 Textfiguren.



JENA.
Verlag von Gustav Fischer.
1907.

Ihrem lieben Lehrer

RICHARD HERTWIG

widmen diese während des

25ten Jahres

seiner Lehrtätigkeit als Professor der Zoologie in seinem Institut entstandenen Protozoenarbeiten.

Seine dankbaren Schüler.

Inhaltsübersicht.

Die Fortpflanzung der Opalinen.

Von
Dr. Eugen Neresheimer,
Privatdozent an der kgl. technischen Hochschule
und Assistent an der kgl. biol. Versuchsstation für Fischerei in München.

(Hierzu Tafel I—III und 2 Textfiguren.)

Nachdem ich in meiner vorläufigen Mitteilung [1]) mich weitläufiger über die Sonderstellung ausgesprochen habe, die die Opalinen bisher unter den Ciliaten eingenommen haben, auch ohne daß man ihre vollständige Entwicklungsgeschichte kannte, habe ich zunächst auf die Morphologie dieser Tiere einzugehen. Auch hier kann ich mich kurz fassen, da bereits mehrere Untersuchungen über diesen Punkt vorliegen. Im ganzen kann ich mich der ausgezeichneten Darstellung H. N. Maier's (1902) ganz anschließen. Nur in einem Punkte möchte ich seine Angaben ergänzen. (S. 81) leugnet Maier die Richtigkeit der von Tönniges (1898) gegebenen Textfigur, auf der die Corticalschicht des Ektoplasmas als sehr grobvakuolär im Gegensatz zu dem feinwabigen Entoplasma dargestellt ist. Maier fand auch „das Corticalplasma stets ebenso feinwabig gebaut, wie das Endoplasma, und von diesem lediglich durch den Mangel an Inhaltskörpern unterschieden.“ Ich fand im Gegensatz hierzu in vielen Präparaten Opalinen, die genau dem von Tönniges gegebenen Schema entsprachen; allerdings nur in gewissen mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Stadien, die Maier wohl nicht vorgelegen haben. Ich werde darauf noch zurückkommen. In neuerer

[1]) „Der Zeugungskreis von Opalina.“ Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München 1906.

Zeit sind von zwei Seiten Angaben über die feinere Strnktur des Opalinaplasmas gemacht worden, die ich aber beide als durchaus haltlos zurückweisen muß. Kunstler und Gineste (1902) beschreiben für *O. dimidiata* [Stein] drei Schichten von Protoplasma, die aus in eine Grundsubstanz eingelagerten Alveolen („vésicules, formations vésiculaires") bestehen, die in der Anßenschicht am größten, in der innersten („axialen") Schicht am feinsten sein sollen. In jeder dieser Alveolen wollen die genannten Autoren ein centrales Korn festgestellt haben, das durch radiär verlaufende Fäden mit der Wand der Wabe verbunden ist. Auf den beigegebenen Photogrammen, die diese Verhältnisse deutlich zeigen sollen, ist aber gar nichts zu sehen. Ebenfalls sehr merkwürdige Angaben macht K. C. Schneider (1905). Er will bei *O. ranarum* mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Fäden nachgewiesen haben, die als Fortsätze der Cilien in das Entoplasma eindringen, sich hier zn mehreren vereinigen und als Stützfibrillen die ganze Zelle durchsetzen. An ihnen sollen die Kerne und die „scheibenförmigen Körperchen" Zeller's befestigt sein. (!) Wie gesagt, konnte ich mich von der Richtigkeit dieser Angaben in keinem Falle überzeugen und halte an der Darstellung Maier's fest.

Auf die von Zeller (1877) entdeckten und von Toenniges (1898) näher beschriebenen Plasmaeinschlüsse werde ich noch später einzugehen haben.

Historisches über die Fortpflanzung der Opalinen.

Die ersten [1] der spärlichen Angaben über die Fortpflanzung der in Rede stehenden Parasiten verdanken wir Engelmann (1876). Engelmann war zuerst auf die Idee gekommen, daß die Infektion erwachsener Frösche mit Opalina nnwahrscheinlich sei, und untersuchte deshalb den Darminhalt der Kaulqnappen. Bei diesen fand er rundliche, einkernige Cysten, sowie frisch ansgeschlüpfte, noch einkernige Tiere; ferner bemerkte er die Teilung dieses Kernes und verfolgte

[1] Nachträglich fand ich noch als die wirklich erste Angabe die treffliche Beobachtnng Kölliker's (1864), die bisher nirgends erwähnt ist. Es heißt da (p. 24): „Znm Schluße endlich erwähne ich noch die Opalinen, die manche zn den Infusorien zählen. *O. ranarum*, die ich genau nntersucht habe, enthält in ihrem Parenchyme viele durch Essigsänre leicht sichtbar zu machende echte Zellkerne, dagegen keine kontraktilen Ränme nnd sonst nichts, was auf ein Infusorium hinwiese. Ferner entwickelt sich dieselbe aus kleinen, in einer Hülle eingeschlossenen, ebenfalls schon mit mehrfachen Kernen versehenen Körpern, die Eiern ähnlich sehen."

das Wachstum und Vielkernigwerden der jungen Tiere. Diese durchaus richtigen Beobachtungen machte er an *O. dimidiata* aus *Rana esculenta* (von ihm irrtümlich für *O. ranarum* gehalten). Jedoch konnte er über die Herkunft der Cysten nichts ermitteln. An diese Entdeckung knüpfte Zeller (1877) an, in dessen hervorragender Abhandlung fast alle Tatsachen mitgeteilt sind, die nach dem damaligen Stande der Technik (ohne Färbung) überhaupt ermittelt werden konnten. Er verfolgte die sukzessive Längs- und Querteilung, durch die sich die großen Tiere zu Beginn des Frühjahrs rasch vermehren, bis sie schließlich in sehr viele kleine, 2 bis 12 kernige Individuen zerfallen sind, die sich nun, noch im Mastdarm des alten Frosches, encystieren. Diese Cysten werden von den zur Copulation ins Wasser gegangenen Fröschen mit den Fäkalien entleert und von den Froschlarven wieder aufgenommen. Im Mastdarm dieser infizierten Kaulquappen fand Zeller, wie er meinte, die Cysten wieder, jedoch, übereinstimmend mit der früheren Angabe Engelmann's, nunmehr einkernig. Im folgenden konnte er das Ausschlüpfen und Wachsen der Tierchen ganz in Übereinstimmung mit Engelmann's Befunden verfolgen. (Für *O. obtrigona* [Stein], *O. dimidiata* [Stein], *O. intestinalis* [Stein] (*similis* Zeller) und *O. caudata* [Zeller] stellte dieser Forscher einen im wesentlichen gleichen Entwicklungsgang fest, wie den eben für *O. ranarum* beschriebenen; nur daß bei den letztgenannten beiden Arten die Cysten schon von Anfang an, oder wie wir nun richtiger sagen müssen, schon die Infektionscysten, einkernig sind.) Es war Zeller aufgefallen, daß die in Mehrzahl vorhandenen Kerne der vor der Encystierung stehenden oder schon encystierten Tiere bedeutend kleiner waren als die Kerne großer Opalinen sowie der später vorhandene einzige Kern der in der Kaulquappe gefundenen Cyste. Wie aber der Zustand der Einkernigkeit aus der ursprünglichen Vielkernigkeit hervorgehen sollte, konnte er nicht entscheiden; doch hielt er Auflösung der ursprünglichen Kerne und Neubildung aus dem vereinigten Material für wahrscheinlicher als direkte Verschmelzung.

Diese Lücke schien später (1899) Tönniges auszufüllen mit der lakonischen Bemerkung, daß die Kerne „unter sehr bemerkenswerten Erscheinungen“ verschmelzen. Zugleich gab er ebenso kurz an, daß die einkernigen Individuen nach dem Verlassen der Cystenhülle im Kaulquappendarm konjugieren und sich darauf lebhaft vermehren. Wir werden später sehen, daß diese Vorgänge alle wirklich stattfinden, jedoch von Tönniges zu einer unrichtigen Reihenfolge verknüpft wurden.

Auf die Vorgänge am Opalinenkern zur Zeit der Cystenbildung bezieht sich ferner noch eine kurze Mitteilung von Löwenthal (1904). Nach Löwenthal nimmt der Chromatingehalt der gewöhnlich schwach färbbaren Kerne zur Zeit der Cystenbildnng stark zu. Das Chromatin sammelt sich znnächst als eine mondsichelförmige Verdicknng an der Peripherie des Kernes an, tritt aber dann in das Zentrum über, vermehrt sich weiter nnd bildet eine dichte zentrale Masse. Diese Kernform findet sich vielfach in den Cysten. Nnn soll der zentrale Chromatinhaufen einen dichten kugeligen, besonders mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren Körper ausstoßen, der sich dem Kernrand anlegt und abplattet, wobei er über die Kernperipherie hervorragt, so daß es sich nicht entscheiden ließ, ob er noch im Inneren des Kernes oder außen an der Peripherie liegt. Hier teilt er sich in zwei, seltener drei derartige Gebilde. Unterdessen verkrümelt der centrale Chromatinrest nnd verschwindet schließlich ganz. Löwenthal vergleicht nun diesen aus dem Kern stammenden Körper dem Micronncleus der Ciliaten, „der bei dem in der Folgezeit vorauszusetzenden Geschlechtsakt in Funktion zu treten hätte.“

In derselben Mitteilung erwähnt Löwenthal auch noch eine gelegentlich vorkommende Zweiteilung des Tieres innerhalb der Cyste. Auch Doflein (1901) verzeichnet kurz eine Mitteilnng Przesmicki's, nach der ebenfalls die encystierten Opalinen sich teilen sollen. Ich selbst konnte derartiges nie bemerken. Vermutlich handelt es sich um eine ansnahmsweise verfrüht eingetretene Teilung, die der normalerweise gleich nach dem Verlassen der Cyste erfolgenden Teilung entsprechen dürfte. Dies ist alles, was meines Wissens bisher über die Fortpflanzungserscheinungen der echten Opalinen bekannt geworden ist. Ich gehe nun zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen über.

Material und Methoden.

Nach den Feststellnngen Engelmann's und Zeller's ist es leicht, sich das nötige Material für die einschlägigen Studien zu verschaffen. Man kann, wie allgemein bekannt, die vegetativen Formen der verschiedenen *Opalina*-Arten jederzeit in beliebiger Menge ans unseren einheimischen Batrachiern erhalten. Betreffs der Wirte der einzelnen Arten verweise ich auf die mehrfach citierte Arbeit

Zeller's und auf die Tabelle, die Bezzenberger (1904) seiner Abhandlung beigegeben hat.

(In dieser Tabelle ist versehentlich als Wirt für *O. ranarum Rana esculenta* anstatt *R. temporaria* angegeben. Ich erwähne hier, daß in *R. esculenta* außer *O. dimidiata* noch eine weitere Art verbreitet ist, die ich *O. zelleri* zu nennen vorschlage. Zeller hat diese Art bereits (l. c. p. 368) beschrieben und in Fig. 38 abgebildet, auch die Meinung ausgesprochen, daß es sich hier wahrscheinlich um eine neue Art handelt. Sie ist von *O. dimidiata* leicht zu unterscheiden, da sie viel plumper gebaut ist; ihre Breite beträgt $^1/_2$ bis $^1/_1$ der Länge. Von *O. ranarum* unterscheidet sie sich dadurch, daß sie nicht, wie diese, abgeplattet, sondern mehr tonnenförmig ist. Die von Zeller beschriebene und abgebildete in Falten gelegte Einziehung des Hinterendes ist kein konstantes Merkmal.)

In dieser Mitteilung möchte ich nur von *O. ranarum* und *O. dimidiata* sprechen, wobei gleich hinzugefügt sei, daß alles Gesagte im Prinzip ebenso für *O. obtrigona* und *O. Zelleri* zu gelten scheint, die ich aber nur gelegentlich zum Vergleich heranzog.

Herr Professor Dr. R. Hertwig, mein hochverehrter Lehrer, hatte die Güte, mir aus seinem Material von Gras- und Wasserfröschen verschiedene Exemplare lebend, und von allen, die er im Verlaufe seiner Untersuchungen abtötete, die Enddärme zu überlassen. Ebenso erhielt ich von ihm eine Anzahl von Larven resp. Eiern zur Aufzucht. Ich möchte nicht versäumen, ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für sein freundliches Entgegenkommen auszusprechen, ebenso seinem damaligen Privatassistenten, Herrn Dr. Hans Prandtl, sowie Herrn Kollegen Chambers, der mir gleichfalls eine Anzahl Frösche überließ. Herrn Dr. Doflein habe ich herzlich zu danken für freundliche Überlassung einer Anzahl von ihm gehörigen *Opalina*-Präparaten, die mir besonders zum Studium der Kernteilungen gute Dienste leisteten.

Da ich mir außer dem oben Erwähnten selbst viel Material verschaffte, verfügte ich, — besonders für die im erwachsenen Frosch vorkommenden Stadien — über außerordentlich große Mengen. *O. ranarum* und *O. dimidiata* sind in ihren vegetativen sowie in ihren Fortpflanzungsstadien meist in ungeheurer Anzahl im Mastdarm ihrer respektiven Wirte zu finden;[1]) man braucht nur das Rectum aufzuschneiden und den gesamten Inhalt auf einen Objektträger auszudrücken. Häufig findet man dann die Hauptmasse der Opalinen als einen großen weißlichen oder grünlichen Klumpen an einer Stelle

[1]) Der Meinung Tönniges', die Teilungsfähigkeit von *O. ranarum* sei weit größer als die von *O. dimidiata*, kann ich nicht beipflichten; ich fand oft *O. dimidiata* in mindestens ebenso großer Anzahl in einem Wirte.

angesammelt (*Balantidium* und *Nyctotherus* oftmals in einem gesonderten Klumpen vereinigt) und kann sie nach Zusatz von wenig Wasser leicht mit der Pipette abnehmen. Sind sie mehr gleichmäßig durch die ganze Kotmasse verteilt, so lassen sie sich leicht mit reinem Wasser herausspülen und in ein Uhrschälchen sammeln.

Selten fand ich in einem Exemplar wenige Opalinen, in etwa 7 Proz. der untersuchten Frösche gar keine. Dies war immer der Fall, wenn der Mastdarm von anderen Parasiten übermäßig bevölkert war. In vielen Fällen war dies eine ungeheure Menge kleiner Nematoden, wohl junge *Nematoxys,* die offenbar eine tiefergehende Schädigung auf den Wirt ausübten: denn dann war meist die Darmwand schon äußerlich stark rot durchscheinend und das Lumen mit roten Blutkörperchen gefüllt. Hier schienen sich *Nyctotherus ovalis* und *Balantidium entozoon* gewöhnlich sehr wohl zu fühlen, die ja beide mit Vorliebe Erythrocyten fressen. Je stärker die Schädigung war, um so mehr trat *Nyctotherus* zurück und herrschte *Balantidium* vor; in besonders schlimmen Fällen waren nur Balantidien in erstaunlicher Menge zu finden. Der erwähnte Wurm wird vom Frosch mit dem Kote entleert, und zwar als Ei und schon ausgeschlüpft, und ist in beiden Fällen, wie ich öfters erprobte, zur Übertragung der Infektion auf Kaulquappen geeignet. Ich erwähne noch, daß uns eine Anzahl von Fröschen, besonders *R. esculenta,* im Frühjahr 1905 an solchen Darmblutungen zugrunde ging. In einigen Fällen fand ich auch Tiere frei von Opalinen, die keine Würmer (mehr?), sondern nur noch Balantidien in dem stark mit Blutkörperchen gefüllten Rectum beherbergten. Wenn ich auch die Angabe Stein's (1867), daß die Balantidien Opalinen fressen, aus mehrfacher eigener Anschauung bestätigen kann, so halte ich es doch für ausgeschlossen, daß die aus irgend einem Grunde besonders zahlreich vertretenen Balantidien die Opalinen auf diese Weise ausgerottet haben könnten. Vielmehr scheint der normale Aufenthaltsort der Opalina der Enddarm des gesunden Frosches zu sein, und mit jeder Schädigung des Wirtes, soweit sie auf den Enddarm von Einfluß ist, auch die Existenzbedingungen des Parasiten schlechter zu werden. Dies geht soweit, daß ich die Behauptung aufstellen möchte, das Fehlen von Opalinen im Enddarm sei ein sicheres Zeichen dafür, daß der Frosch nicht gesund war.[1]) In Einklang damit steht die Tatsache, daß in toten Fröschen immer erst die Opalinen, erst viel später *Nyctotherus* und *Balantidium* absterben.

[1]) Auch dies kann nur für *R. esculenta* und *R. temporaria* gelten.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu den angewandten Untersuchungsmethoden zurück. Nach vielfachen Versuchen fand ich für die Stadien aus dem erwachsenen Frosch folgende einfache Technik am zweckentsprechendsten: Die im Uhrschälchen gesammelten Tiere wurden in Formol-Pikrin-Essigsäure nach Bouin fixiert und ca. 6 Stunden in dieser Flüssigkeit belassen, dann gut (1—2 Tage) in 70proz. Alkohol ausgewaschen, hierauf in stark mit Alkohol verdünntem Boraxkarmin einen Tag lang gefärbt, in salzsaurem Alkohol differenziert und schließlich in Nelkenöl übergeführt. Tiere, die einzeln untersucht werden sollten, wurden mit möglichst wenig Flüssigkeit auf einen Objektträger gebracht, mit einem Tropfen Chloroform-Alkohol-Eisessig nach Carnoy zugleich fixiert und angeklebt und dann wie Schnittpräparate weiter behandelt. Auch hierfür zeigte sich Boraxkarmin als vorzügliches Färbemittel, für kleinere Exemplare auch Delafield'sches Hämatoxylin. Paraffinschnitte wurden in großer Zahl hergestellt und mit Delafield'schem Hämatoxylin, Safranin, Eisenalaun-Hämatoxylin u. a. gefärbt, jedoch ließ sich alles Wesentliche schon an Totalpräparaten studieren. Für das Studium der Cysten eigneten sich am besten Ausstriche, die gleichfalls mit Bouin'scher oder Carnoy'scher Lösung angeklebt und mit Boraxkarmin gefärbt wurden. Für die im Kaulquappendarm befindlichen Stadien weiß ich leider keine befriedigende Methode anzugeben. Wie die Abbildungen zeigen, färben sich hier die Kerne meist schwächer als das Plasma, und ihre Struktur ist stets schlecht zu erkennen, so daß mir einige Details nicht klar geworden sind. Mit Ausstrichpräparaten ist nicht viel anzufangen; am besten ist es noch, den ganzen Enddarm zu fixieren und mit Boraxkarmin zu färben, und schließlich in Nelkenöl zu zerzupfen. Das Meiste erkennt man hier am lebenden Objekt,[1]) obwohl auch dies seine Nachteile hat. Die kleinen Tierchen fühlen sich offenbar nur im dicken breiartigen Darminhalt wohl und zwar in Mengen durcheinander schwimmend, so daß einzelne Individuen längere Zeit im Auge zu behalten schwer, und oft ganz unmöglich ist. Zusetzen von Flüssigkeit wirkt immer ungünstig; die Prozesse laufen nicht mehr normal ab und die Tiere sterben bald ab, nachdem sie zum Teil vorher agglomeriert haben.[2]) Zusatz von verdünnter Essigsäure ist in vielen Fällen sehr günstig.

[1]) Das frische Präparat muß sofort, um die Verdunstung der spärlichen Flüssigkeit zu verhindern, mit einem Wachsrand umgeben werden.

[2]) Sehr störend sind die Rotatorien, die oft massenhaft von den Kaulquappen aufgenommen werden, aber ganz ungeschädigt den Darmkanal passieren, jedenfalls

Ähnliches gilt auch für die Stadien aus dem Darm erwachsener Frösche. Freischwimmende Exemplare in verschiedenen Stadien ließen sich öfters mehrere Tage außerhalb des Wirtstieres am Leben erhalten, am besten (einmal sogar 9 Tage lang) in gewöhnlichem Wasser, dem reichlich Froschkot zugesetzt war. Physiologische Kochsalzlösung wirkte rasch schädigend auf die Tiere ein. Aber auch das längere Züchten in Wasser hat wenig Wert. Eine Stunde ungefähr schienen die Tiere sich ganz wohl zu fühlen; angefangene Teilungen wurden zu Ende geführt und neue begonnen. Aber bald stockten diese Vorgänge, die Tiere wurden träge und sanken zu Boden, wo sie mit den Wimpern arbeiteten, ohne sich fortzubewegen. Ich habe oft isolierte Längsteilungsstadien drei oder vier Tage am Leben erhalten, ohne daß der Teilungsprozeß bis zu Ende gedieh. Schließlich sterben die Tiere unter Verquellungserscheinungen ab. Man gewinnt also für die Erkenntnis der Fortpflanzungsvorgänge eigentlich gar nichts durch eine solche Züchtung außerhalb des Wirtes.

Cysten halten sich in reinem Wasser gut zwei bis drei Wochen und bleiben infektionsfähig.

Spezieller Teil.

Die agamogene Generation.

Während des ganzen vegetativen Lebens findet man die Opalinen im Froschrectum immer annähernd gleich aussehend, wie sie Zeller und Tönniges beschrieben haben. An gefärbten Tieren fällt der geringe Chromatingehalt der Kerne sofort auf (Taf. II Fig. 1). Ein wabiges achromatisches Gerüst der Kerne ist stets gut zu erkennen, dem wenige minimale Chromatinpartikelchen eingelagert sind. Nur bei der Kernteilung erkennt man etwas größere, gut differenzierbare chromatische Gebilde, die fadenförmigen Chromosome. Vor und nach der Kernteilung, die Tönniges (1899)[1]) vollständig richtig beschreibt, findet sich eine Art von Spiremstadium, (Taf. II Fig. 3c), das auch Bezzenberger für *O. macronucleata Bezz.* abbildet (Fig. 15c). Mit Recht hebt auch Tönniges hervor, daß die

in encystiertem Zustand. Im frischen Präparat leben sie dann wieder auf und treiben durch das lebhafte Spiel ihrer Räderorgane die kleinen Stadien von Opalina fortwährend durcheinander. Ein Gametenpaar, das sich eben, offenbar zur Kopulation, verbinden wollte, wurde mir auf diese Weise getrennt.

[1]) Schon vor ihm Pfitzner (1885), der aber insofern schematisierte, als er eine typische Äquatorialplatte abbildete, die hier so schön ausgebildet nie vorkommt.

Kernmembran während des ganzen Vorganges erhalten bleibt. Im übrigen verzichte ich auf eine genaue Beschreibung dieses Prozesses, von dem ich in Fig. 3a—e einige Stadien wiedergegeben habe, da ich nur die Angaben PFITZNER's und TÖNNIGES' wiederholen könnte. Ebensowenig wie der letztgenannte Forscher konnte ich die Längsspaltung der Chromosome sehen; ebenso wie er konstatierte ich das Fehlen jeglicher centrosomaähnlichen Differenzierung. Die Zahl der Chromosome an jedem Pol ließ sich in vielen Fällen annähernd sicher, in einem Falle [1]) ganz sicher auf zwölf bestimmen; ein Umstand, auf den ich noch zurückkommen werde. Nach der Teilung nehmen die Tochterkerne bald wieder das blasse, chromatinarme Aussehen des bläschenförmigen Mutterkernes an. ZELLER spricht mehrfach von Kernkörperchen, deren jeder Kern eines besitzen soll. Sie sollen sich nicht mitteilen, sondern ganz in einen der Tochterkerne übergehen, während der andere Tochterkern einen neuen bildet. TÖNNIGES erwähnt mehrere Nucleolen in einem Kern, die während der Teilung erhalten bleiben, eventuell vorher zu einem einzigen verschmelzen. Gebilde, die ich als Nucleolen ansprechen möchte, habe ich eigentlich nie gesehen, sondern nur hier und da, aber keineswegs konstant, größere unregelmäßig konturierte Chromatinbrocken, die allerdings auch in die Spindel übergehen können. Häufiger fand ich diese Gebilde bei der zweikernigen *O. caudata* aus *Bombinator pachypus*, wo Bilder entstehen können, wie sie BEZZENBERGER in Fig. 16a—e für *O. lanceolata* [BEZZ.] zeichnet.

Auch Opalinen, die aus dem im Winterschlaf liegenden Frosch entnommen wurden, zeigten kein anderes Aussehen, als die Sommer- und Herbstformen. Kern- und Zellteilungen finden (bekanntlich unabhängig voneinander) jederzeit statt; doch sind Zellteilungen nicht gerade sehr häufig zu finden. Ich fand sowohl Längs- wie Querteilungen, und glaube, daß sie auch während der vegetativen Periode in derselben Reihenfolge ablaufen wie die von ZELLER geschilderten Teilungen vor der Cystenbildung. Von diesen unterscheiden sie sich (abgesehen von den später zu besprechenden Kernveränderungen) nur durch ihr seltenes Vorkommen und dadurch, daß die Teilsprößlinge jeweils zu ihrer ursprünglichen Größe wieder heranwachsen. Diese Fortpflanzung ist direkt zu vergleichen der multiplikativen Fortpflanzung (DOFLEIN) Schizogonie (SCHAUDINN (1899) oder Agamogonie (HARTMANN 1903) anderer Protozoen. Sie

[1]) Dies gilt für *O. ranarum*, wie überhaupt diese ganze Schilderung. Doch scheint auch *O. dimidiata* 12 Chromosome zu besitzen.

dient ausschließlich zur Vermehrung der Individuenzahl innerhalb des einmal infizierten Wirtstieres. Irgendwelche geschlechtliche Vorgänge kommen im Sommer, Herbst und Winter nicht vor.

Die Chromidienbildung bei *O. ranarum*.

Mit Beginn des Frühjahrs. und damit der Fortpflanzungszeit von *Rana temporaria*, nehmen die Zellteilungen einen anderen Charakter dadurch an, daß sie ohne Unterbrechung aufeinander folgen, so daß der Tochterzelle keine Zeit verbleibt, wieder zur vollen Größe heranzuwachsen, ehe eine neue Teilung eintritt. Diesen Zerfall in kleine Sprößlinge durch rasch wiederholte Teilungen hat Zeller eingehend beschrieben. Zu gleicher Zeit nimmt auch die Teilungsenergie der Kerne ganz auffallend zu, so daß sich diese Kerne, die wir den Prinzipalkernen Schaudinn's vergleichen müssen, bis zu ihrem Verschwinden unaufhörlich in rascher Folge vermehren. Und zwar schien es mir, als ob diese Teilungsenergie, je näher ihr Ende heranrückt, um so mehr zunähme. In kleineren Individuen, die noch keine Geschlechtskerne gebildet haben, ja selbst in solchen, die neben den neuen Geschlechtskernen noch dem Untergang geweihte Prinzipalkerne zeigen (Taf. II Fig. 10), sieht man letztere noch fortwährend in Spirem- und Spindelstadien. Ich glaube, daß ein geringes Wachstum der Tochterzellen nach jeder Teilung mit dieser beständigen Vermehrung der Prinzipalkerne Hand in Hand geht, so daß dadurch noch eine oder zwei Zellteilungen mehr stattfinden können, als wenn dies nicht der Fall wäre. Dafür spricht auch die geradezu riesige Menge von Teilprodukten, die man in einem Frosch findet. Wie schon Zeller hervorhob, macht ein gewisser Prozentsatz von Opalinen in jedem Frosch den ganzen Prozeß nicht mit oder teilt sich nur einige wenige Male. Diese Individuen bilden sozusagen den eisernen Bestand, der nach Ablauf der ganzen Fortpflanzungserscheinungen und Ausstoßung der Cysten im Froschdarm zurückbleibt und im Sommer und Herbst durch einfache Agamogonie wieder die Infektion auf die frühere Stärke zurückbringt.

Gleich zu Beginn dieser Teilungen, die also als der Anfang der Sporogonie (Gamogonie) aufgefaßt werden müssen, treten auch die von Zeller natürlich nicht beobachteten Erscheinungen auf, die zur Chromidienbildung führen. Ich gebrauche den Ausdruck Chromidien im weiteren Sinne, da, wie wir sehen werden, hier wie bei mehreren Protozoen eine Mischung von Sporetien und Chromidien (im engeren Sinne) vorliegt.

Der Prozeß beginnt an einem Ende des Tieres, gewöhnlich dem breiteren, und schreitet allmählich gegen den anderen Pol zu vor, so daß man oft in der Lage ist; an einem und demselben Tiere eine ganze Anzahl verschiedener Stadien zu sehen und über ihre Reihenfolge dadurch größere Sicherheit zu gewinnen (Taf. II Fig. 2). Man sieht zunächst (Taf. II Fig. 4a—c) im Inneren der Kerne Chromatin in größerer Menge, gleichmäßig fein verteilt, auftreten, so daß schließlich ganz intensiv gefärbte Kerne entstehen (Taf. II Fig. 2, stumpfer Pol). Meist bleibt ein schmaler Rand innerhalb der deutlich sichtbaren Kernmembran schwach färbbar (Taf. II Fig. 4a, c, d). Woher die nun auftretenden größeren Chromatinmengen eigentlich stammen, ist mit Sicherheit nicht zu eruieren; die Umgebung des Kernes zeigt sich in nichts verändert. Ich glaube wohl annehmen zu dürfen, daß das Chromatin im Kern selbst, in einer irgendwie gebundenen, färberisch nicht darstellbaren Form vorhanden war.

Während nun, nachdem die meisten Kerne am stumpfen Pol chromatinreich geworden sind, der Prozeß gegen die Mitte zu fortschreitet, beginnt an den Ersteren Chromatin zunächst in geringerer Menge durch die Kernmembran hindurch auszutreten (Taf. II Fig. 4, d, e), hierauf in großen kompakten Klumpen. Sehr vielfach liegen die Austrittsstellen an zwei sich gegenüberliegenden Seiten des Kerns (Fig. 4, h) jedoch kann dies auch nur an einem Pol (g) oder fast um die ganze Peripherie herum gleichmäßig stattfinden (f). Es scheint etwa ebensoviel Chromatin auszutreten, als neu gebildet wurde resp. frei wurde; so daß die Kerne selbst hernach wieder gerade so schwach färbbar sind wie vorher, aber von einer Zone sehr intensiv gefärbter Substanz umgeben. Dieser Chromatinmantel, der dem Kern anfangs dicht anliegt, beginnt dann sich aufzulockern und in größeren und kleineren unregelmäßig konturierten Brocken das Plasma zu durchsetzen (Taf. II Fig. 4i, k, l).[1])

Ein gewisser kleiner Prozentsatz der Kerne scheint nun den ganzen Prozeß nicht mitzumachen, wie ich wenigstens aus dem Umstand entnehme, daß man auch an den Stellen, wo die Chromatinisierung der Kerne oder die Ausstoßung von Chromidien gerade am lebhaftesten vor sich geht, stets einige wenige Kerne finden kann, die das Aussehen, das sie z. B. während des Winterschlafes der Frösche

[1]) Auf vorgeschrittenen Stadien der Chromidienbildung findet man vielfach eine Zone kleiner Chromatinkörnchen an der ganzen Peripherie des Tieres, während im Innern noch neue Chromidien gebildet werden oder erst in großen Klumpen aus dem Kern ausgetreten sind.

zeigten, unverändert beibehalten. Dieser Umstand dürfte vielleicht bedeuten, daß die Kerne während der Chromidienbildung nicht imstande sind, ihre frühere, dem vegetativen Leben der Zelle dienende Funktion auszuüben, und daß daher ein unbedingt notwendiges Minimum von Kernen diese Funktion und die damit verbundene Struktur beibehalten muß. Andererseits läßt sich natürlich die Möglichkeit nicht ausschließen, daß alle Kerne den Prozeß der Chromidienbildung durchzumachen haben, nur eben, aus der oben angeführten Ursache, nicht alle zugleich (auch nicht alle in einem Bezirk der Zelle zugleich). Da nämlich die an der Chromidienbildung beteiligten Kerne nach Ablauf dieses Vorganges ganz ihr früheres Aussehen wieder annehmen, wenigstens für eine Zeitlang, und da diese Kerne auch nachher noch funktionsfähig zu sein scheinen, wie ich aus ihren fortgesetzten Teilungen schließe, so wäre es immerhin möglich, daß z. B. die am stumpfen Pole des in Fig. 2 abgebildeten Tieres liegenden wenigen farblosen Kerne nur eben warten, bis die anderen wieder funktionsfähig geworden sind, um dann ihrerseits in den Prozeß einzutreten. Dieselben Erwägungen lassen sich, wie schon angedeutet, an den Umstand anknüpfen, daß eben der ganze Prozeß so von einem Ende des Tieres zum anderen fortschreitet, so daß nie alle Regionen zugleich ganz von der Chromidienbildung in Anspruch genommen sind. Allerdings habe ich nie Tiere gesehen, bei denen schon in allen Regionen die Chromidien gebildet waren, während nun die vorher unbeteiligten Kerne das Versäumte nachholten, wie zu erwarten wäre, wenn die zuletzt geäußerte Meinung die richtige wäre. Ich glaube also, daß unter den Prinzipalkernen sich eine Anzahl von rein vegetativen „Reservekernen" befindet, die von dem ganzen Prozeß dauernd ausgeschlossen bleiben, aber zugleich mit den übrigen zugrunde gehen; und daß die Teilungsstadien, die man während und nach der Chromidienbildung noch findet, eben diesen Reservekernen angehören. Welches ist nun das Schicksal der Chromidien?

Ein verhältnismäßig geringer Teil davon geht sicher unter Pigmentbildung zugrunde. Man sieht oft auf vorgeschrittenen Stadien der Chromidienbildung größere Chromatinklumpen, in denen sich verschieden geformte Stäbchen und Körnchen einer sehr stark lichtbrechenden, schwarzen glänzenden Substanz ansammeln (Fig. 4 m). Eine große rundliche Anhäufung solchen Pigmentes fand ich auf etwas späteren Stadien oft in den Tieren, einmal sogar in fast sämtlichen Individuen eines Froschdarmes; jedoch ließ sich dieses Pigment, im Gegensatz zu dem in Bildung begriffenen, noch in den

Chromatinklumpen eingeschlossenen, in den konservierten und gefärbten Tieren nicht mehr nachweisen. Eine ähnliche Bildung von Pigment aus Chromidien ist für *Actinosphaerium Eichhorni* bereits bekannt (Hertwig 1904). Dieser Teil des ausgestoßenen Chromatins stellt also Chromidien im engeren Sinne (Goldschmidt 1904) oder Somatochromidien (Schaudinn 1905) dar.

Die Bildung der Geschlechtskerne.

Der übriggebliebene Teil der Chromidien, den wir nunmehr als Sporetien (Goldschmidt 1904) oder Gametochromidien (Schaudinn 1905) anzusprechen haben, verteilt sich zunächst in Gestalt kleiner rundlicher Körnchen durch das ganze Plasma (Taf. II Fig. 6). Unterdessen ist die fortwährende Quer- und Schrägteilung der Opalinen ohne Unterbrechung weiter gegangen und hat zur Bildung schon wesentlich kleinerer Individuen mit weniger Kernen geführt.

Bevor ich nun mit der Schilderung der Kernveränderungen fortfahre, muß ich noch eines anderen Vorganges gedenken, der jetzt einsetzt. Zeller entdeckte im „Körperparenchym“ der *O. ranarum* wie der übrigen Opalinen „neben einer außerordentlichen Menge ganz kleiner glänzender Kügelchen“ etwas „größere eigentümliche scheibenförmige Körperchen“, die er Taf. XXIII Fig. 3 abbildet. Ich bin mir nicht völlig darüber klar geworden, ob er mit den „Kügelchen“ nur die in jedem Plasma vorhandenen Körnchen meint, oder ob er unter den auffallenden, für die Opalinen charakteristischen Plasmaeinschlüssen diese beiden Kategorien unterscheidet. Die späteren Untersucher, wie Tönniges und Maier, scheinen der ersteren Ansicht gewesen zu sein und reden nur von den „scheibenförmigen Körperchen“. Vorausgreifend will ich gleich bemerken, daß ich es nicht fertig brachte, an den vegetativen Stadien zweierlei Einschlüsse, „Kügelchen“ und „scheibenförmige Körperchen“, sicher voneinander zu unterscheiden, daß ich aber, wie aus dem folgenden hervorgehen wird, diesen Dingen zweierlei verschiedene Funktion zuerkennen möchte. Ich betone aber gleich hier, daß meine diesbezüglichen Beobachtungen mich zu keiner vollständigen Klarheit geführt haben und mit einiger Reserve aufzunehmen sind.

Tönniges untersuchte die scheibenförmigen Körperchen genauer, konnte aber durch mikrochemische Reaktionen nichts Sicheres über ihre Natur ermitteln. Dagegen sah er häufig Teilungen der scheibenförmigen Körperchen. Auf Grund dieses Befundes hält er zwei Möglichkeiten für gegeben: entweder handelt es sich um parasitische

Organismen oder um den in kleine Teilstücke aufgelösten Macronucleus. Auch schreibt er den Körperchen eine wabige Struktur zu, „die jedoch infolge der Kleinheit des Objektes nur wenige Waben umfaßt". Hierin widerspricht ihm Maier, der die Gebilde stets ganz homogen fand. Von wabiger Struktur dieser Gebilde sah auch ich nichts. Auch die von Tönniges angegebenen Teilungsstadien sah ich nicht, bis auf einige annähernd biskuitförmige Stadien, die mir nicht direkt beweisend schienen; jedoch will ich deshalb die Richtigkeit der Beobachtungen Tönniges' durchaus nicht in Zweifel ziehen. (Conte und Vaney (1903) beschreiben für *O. intestinalis* (Ehrbg.) [?] aus *Triton taeniatus* die Entstehung dieser Plasmaeinschlüsse aus Körnchen, die aus dem Kern ausgestoßen werden und sich aufangs stark mit Chromatinfarbstoffen tingieren. Vielleicht haben sie Stadien der Chromidienbildung gesehen?)

Gleichzeitig nun mit der oben beschriebenen Chromidienbildung sah ich Veränderungen eines Teiles dieser scheibenförmigen Körperchen vor sich gehen. Diejenigen Einschlüsse, die diese Veränderungen nicht mitmachen, will ich Kügelchen nennen, in der Voraussetzung, daß diese Unterscheidung mit der Zeller's zusammenfällt. Bei Tieren, die noch vor oder im Beginn der Chromidienbildung stehen, sind die Scheiben kaum von den Kügelchen zu unterscheiden, da die Dimensionen beider etwas schwanken. (Durchmesser 1,5—3 μ.) Im Verlaufe dieses Prozesses aber beginnen die Scheiben zu wachsen und eine unregelmäßige Gestalt anzunehmen, bis sie als große, bis zu 12 μ lange und breite Körper im Plasma liegen. Ob hier nicht auch Verschmelzungen mehrerer Scheiben mitspielen, vermag ich nicht zu sagen. In meinen Totalpräparaten waren sie vom Karmin ungefärbt geblieben und hatten einen leicht gelblichen Ton von der Pikrinsäure-Fixierung her beibehalten, so daß sie sehr deutlich ins Auge fielen (Taf. II Fig. 5). In mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten sind sie stark geschwärzt und durch den Mangel einer Struktur sofort von den Kernen zu unterscheiden. Ungefähr zu dieser Zeit hat auch das Ectoplasma das grobvakuoläre, von Tönniges richtig abgebildete Aussehen gewonnen.

Im nächsten Stadium nun sind diese vergrößerten Scheiben nicht mehr nachweisbar; doch finden sich an ihrer Stelle im Plasma verteilt kugelige bis eiförmige Gebilde von anderer Konsistenz, die sich etwa wie große Alveolen ausnehmen (Taf. II Fig. 7.) Das Sporetium, das sich vorher in Form kleiner Teilchen frei im Plasma befunden hatte, findet sich nun zum größten Teil in diese Alveolen eingelagert; meist sieht man einen größeren Chromatinbrocken, manchmal auch

mehrere in einer Alveole (Taf. II Fig. 8). Anfangs findet man noch einzelne Chromatinteile frei im Plasma (Fig. 7), später sind alle in Alveolen untergebracht; jedoch bleibt ein Teil der letzteren leer (Taf. II Fig. 10) und verschwindet später. Diese Alveolen oder plasmatischen Kugeln erinnern mich an die von M. Zülzer (1904) in den Cysten von *Difflugia urceolata* und von Scheel (1899) in *Amoeba proteus*-Cysten gefundenen Plasmakugeln, in die gleichfalls chromatische Substanz eingelagert ist. Jedoch scheint das Schicksal dieser Gebilde ein völlig anderes zu sein.

Bei *Opalina* verteilt sich zunächst das Chromatin in Form feiner Körnchen regelmäßig durch die ganze, immer kompakter werdende Plasmakugel; man sieht eine Kernmembran auftauchen und ein Kerngerüst sich bilden. Taf. II Fig. 9 zeigt neben alten verblassenden Prinzipalkernen junge Kerne in verschiedenen Bildungsstadien; in Fig. 10 sehen wir die kleinen chromatinreichen Geschlechtskerne regelmäßig im Plasma verstreut, dazwischen chromatinlos gebliebene Plasmakugeln sowie Prinzipal- und Reservekerne. Letztere zeigen noch immer Spirem- und Teilungsstadien.

Ich habe nun die Vermutung, daß die vergrößerten Scheiben und die plasmatischen Kugeln oder Alveolen ein und dieselben Gebilde sind, und zwar daß sie das achromatische Substrat der Geschlechtskerne darstellen. Die scheibenförmigen Körperchen Zellers würden also nicht, wie Tönniges vermutet, den in kleine Teilstücke aufgelösten Macronucleus darstellen, sondern die Nucleolarsubstanz[1]) der Geschlechtskerne, die natürlich dem Micronucleus der echten Ciliaten entsprechen, während die Prinzipal- und Reservekerne das Äquivalent des Macronucleus sind. Die von Toenniges behauptete Teilbarkeit der scheibenförmigen Körperchen würde nicht schlecht zu dieser Ansicht stimmen. Wie schon gesagt, handelt es sich hier um eine Hypothese, für die ich den Beweis schuldig bleiben muß. Die chromatinlos gebliebenen Alveolen verschwinden bald; auch die Kügelchen verschwinden im Verlaufe der folgenden Vorgänge spurlos, so daß die Tiere vor der Encystierung völlig frei von ihnen sind. Ich bin geneigt, diese Kügelchen für Reservenahrung zu halten.

[1]) Legt man solche, mit Boraxkarmin gefärbte Präparate in Nelkenöl, in dem etwas Methylgrün gelöst ist, so erhalten die vergrößerten Scheiben eine grünliche Färbung, ohne sich jedoch so stark grünblau zu färben, wie dies R. Hertwig für die Nucleolarsubstanz von Infusorienkernen bei derselben Behandlung erzielt hat.

Die Cystenbildung.

Die Tiere, in denen die neuen Kerne fertig gebildet sind, sind schon ganz erheblich kleiner als die Normalen; doch haben sie bis zur Encystierung gewöhnlich noch einige Zellteilungen durchzumachen. Man findet sie mit ein bis zwei Dutzend neu gebildeter Geschlechtskerne; dazwischen liegen noch spärliche Prinzipal- oder vielleicht nur noch Reservekerne. Auch diese sind nun unbrauchbar geworden, sie werden blasser und undeutlicher und sind bald ganz verschwunden. Unterdessen sind die neugebildeten Geschlechtskerne etwa zur halben Größe der Prinzipalkerne herangewachsen und nehmen nun eine eigenartige Struktur an. Während sich im Zentrum ein geringer Teil des Chromatins, in Form feiner Körnchen dem achromatischen Wabenwerk eingelagert, erhält, tritt der größere Teil an die Peripherie, wo er sich in Form mehrerer halbmondförmiger Calotten ansammelt. Anfangs kann man deren manchmal drei oder vier kleinere unterscheiden (Taf. II Fig. 11 b), doch fließen sie bald in zwei ungefähr gleichgroße Ansammlungen zusammen, die erst ziemlich weit ins Kerninnere hineinragen (Fig. 11 a), dann aber sich zu einer dünnen, der Kernmembran immer dicht anliegenden Schicht ausbreiten, so daß die charakteristische, mondsichelförmige Figur entsteht, die Löwenthal (l. c.) beschrieben hat. Wenn Loewenthal meint, wo zwei solche Körper vorhanden sind, so seien sie durch Teilung aus einem entstanden, und eines der Teilstücke teile sich oft noch einmal, so glaube ich umgekehrt, daß die zwei kleinen in Fig. 11 b zu einem größeren verschmelzen werden. Sicher ist, wie wir sehen werden, daß das Stadium mit zwei Calotten dem mit einer zeitlich vorangeht, also nicht durch Teilung aus diesem entstanden sein kann. Die Lage der beiden Gebilde gegeneinander ist sehr verschieden; sie können sich gerade gegenüber liegen (Fig. 11 c), oder dicht nebeneinander (Fig. 11 d). Man sieht sie beinahe stets im Profil; in den seltenen Fällen, wo man sie von der Fläche zu sehen bekommt, erkennt man, daß es sich um flache, schwach konvexe Scheiben handelt, die der Kernmembran dicht anliegen und eben meist senkrecht auf der breiten Fläche des Tieres stehen (Fig. 11 c).

Während dieser Zustand sich ausbildet, teilen auch die Geschlechtskerne sich lebhaft. Jedoch sieht die Kernspindel ganz anders aus als die der früheren Kerne. Sie ist viel rundlicher, plumper und gedrungener als jene, so daß sie, am lebenden Tier beobachtet, fast aussieht wie eine einfache, amitotische Durch-

schnürung des Kerns. Wenn Tönniges (1899) von gelegentlichem Vorkommen amitotischer Teilungen spricht, haben ihm vielleicht solche Bilder vorgelegen. Diese Spindeln zeigen sich auch auf den ersten Blick als viel chromatinreicher als die früheren. Die Zahl der Chromosome, die denselben Charakter und dieselbe Anordnung zeigen, ist wesentlich größer. Es ist mir hier nicht gelungen, diese Zahl unzweifelhaft festzustellen. Doch ergaben viele Zählungen (bei *O. ranarum*) die Zahlen 21, 22 und 23, so daß ich mit großer Wahrscheinlichkeit annehme, daß diese Spindeln die doppelte Chromosomenzahl der früheren, 24, aufweisen.

Sonst ist der Charakter dieser Caryokinesen derselbe wie der früher beschriebenen; auch sie zeigen keine Centrosomen und keine typische Äquatorialplatte (Taf. II Fig. 12). Auch hier konnte die Spaltung der Chromosome nicht beobachtet werden.

Durch diese beständigen Teilungen der Geschlechtskerne wird die Anzahl der Tiere, die schließlich zur Encystierung kommen, noch weiterhin vermehrt. Bis zur Fertigstellung der typischen zweikappigen Kerne sind nun sehr kleine Individuen mit etwa einem Dutzend Kernen entstanden (Taf. II Fig. 13). Es beginnt jetzt ein auffallender Vorgang, der nicht völlig gleichzeitig bei allen Kernen eines Tieres eintritt. Man sieht eine der beiden chromatischen Kappen sich über die Kernmembran vorwölben, von ihr ablösen, und schließlich als eine kleine, stark tingierbare Kugel außerhalb des Kernes liegen. Der Vorgang muß sehr rasch erledigt werden, da man Übergangsstadien sehr selten findet; auch im Leben konnte ich ihn nie beobachten. Nur kurze Zeit sieht man die Chromatinkügelchen im Plasma liegen; dann verschwinden sie spurlos, offenbar werden sie resorbiert. Fig. 13 zeigt einige Kerne noch zweikappig, einen in Teilung, der also auch die Ausstoßung der ersten Kappe noch nicht hinter sich hat (denn nachher finden keine Caryokinesen mehr statt) und einige einkappige Kerne mit danebenliegender Chromatinkugel. Im folgenden Stadium, Fig. 14, sind bereits alle Kerne einkappig, die Chromatinkügelchen aber bereits nicht mehr zu sehen. Diese Figur zeigt auch, daß während dieses Vorganges sich das in den Kappen nicht enthaltene Chromatin diffus im ganzen Kerne verbreitet hat, während es vorher mehr die zentrale Partie einnahm, wo es in Gestalt größerer Partikelchen lag. Ähnliche Verhältnisse zeigen auch Loewenthal's Bilder; vgl. seine Fig. 9 und 10. Es kann direkt vor, während oder nach diesem Vorgang noch eine, eventuell zwei Zellteilungen stattfinden, so daß die von Zeller beschriebenen, zur Encystierung fertigen kleinsten Individuen des

Froschdarms resultieren. Ihre Länge beträgt 40—50 μ im Durchschnitt, die Zahl ihrer Kerne meist 3—6. Auch etwas größere Individuen mit bis 12 Kernen können sich schon encystieren, wie auch Zeller angibt. Seine Mitteilung, daß sich Tiere, die eine letzte Teilung begonnen, aber nicht vollendet haben, gleichfalls encystieren können, kann ich zwar aus eigener Anschauung nicht bestätigen, doch paßt es sehr gut zu den später mitzuteilenden Beobachtungen. In solchen Fällen fanden vermutlich die oben erwähnten von Loewenthal und Przesmicki beobachteten Teilungen innerhalb der Cyste statt.

Die Encystierung erfolgt genau so wie sie Zeller, (p. 359 f.) beschreibt: . . . . „ dann werden sie zusehends langsamer in ihren Bewegungen, ziehen sich kugelförmig zusammen und scheiden, indem sie sich dabei schneller oder langsamer drehen, eine farblose, glashelle Cyste um sich ab.“ . . . „— Ist die Cyste fertig, so liegt das Tierchen still. Es füllt zunächst den Raum völlig aus und läßt keine Cilien mehr erkennen. Bald aber zieht es sich stark zusammen und nimmt eine in eigentümlicher Weise zusammengerollte Stellung an, zeigt dann auch wieder deutlich seinen Besatz langer, langsam schwingender Cilien.“

Fig. 15, a, b, c zeigt solche Cysten. Das gefärbte Präparat läßt erkennen, daß die im Leben sichtbare Cystenhülle nicht die einzige ist, vielmehr ist sie noch von einer ziemlich breiten Zone durchaus glasheller und durchsichtiger, vermutlich gallertiger Substanz umgeben, die man weniger sieht, als daran erkennt, daß alle im Präparat enthaltenen, aus dem Froschdarm oder dem Wasser stammenden Gebilde, Schmutz, Algen, Flagellaten usw. in ihrem Umkreis verdrängt sind. Ihre äußere Kontur ist aber manchmal schwach gefärbt. In der Reihenfolge a, b, c zeigen diese Figuren auch, wie das nicht in der Kalotte enthaltene Chromatin, das, wie gesagt, diffus durch den ganzen Kern verteilt war, sich wieder mehr in das Centrum zurückzieht und in distinkten Partikelchen sammelt. Wie Fig. 16 erkennen läßt, kann man in den Kernen der Cyste die Kalotte auch im Leben an ihrer anderen Lichtbrechung deutlich erkennen. Daß nicht alle hier und in Fig. 15 abgebildeten Kerne die Kalotte zeigen, liegt einfach daran, daß sie nicht in der eingestellten Ebene liegt; vorhanden ist sie immer. Daß diese vier Cysten alle je drei Kerne zeigen, ist Zufall oder vielmehr der Übersichtlichkeit wegen getroffene Auswahl; übrigens liegen eventuell in anderen Ebenen noch mehr Kerne. Die meisten Cysten, die ich sah, hatten 4, 5 oder 6 Kerne. Zweikernige Exemplare

sind schon selten. ZELLER gibt an, nie eine einkernige Cyste im Froschdarm gesehen zu haben. Ich habe einige gesehen, aber äußerst selten, unter mehreren Tausenden nur 10 oder 12. Auch LOEWENTHAL hat offenbar einkernige Individuen gesehen, wie ich aus seiner Bemerkung schließe: „Einkernige Cysten mit solchem Kern können ausnahmsweise mit *Basidiobolus ranarum* verwechselt werden.“ Immerhin sind aber diese einkernigen Cysten so außerordentlich selten und ihre Kerne so klein, daß sie unmöglich die von ENGELMANN und allen folgenden Beobachtern beschriebenen Cysten des Kaulquappendarmes sein können.

In dem beschriebenen Zustand findet man die Cysten lange Zeit hindurch stets im Froschdarm wie im frisch abgelegten Froschkot. Nach einigen Wochen wird der Froschdarm wieder ganz frei davon, da sie alle mit dem Kot ins Wasser entleert worden sind. Liegen diese Infektionscysten einige Tage im Wasser, so wiederholt sich der Prozeß der Chromatinausstoßung von neuem, wie Taf. II Fig 17 u. 18 zeigen. Fig. 17 zeigt eine Kalotte bereits abgestoßen und kugelförmig geworden, die andere hebt sich eben vom Kern ab, ein Fall, den man, wie gesagt, äußerst selten sieht. Die Kerne sind dabei etwas länglich geworden, nehmen aber (Fig. 18) sehr rasch ihre ursprüngliche Kugelform wieder an. Wie beim erstenmal, hat sich auch hier wieder das Chromatin diffus durch das ganze Kerninnere verteilt. Fig. 19 zeigt eine der wenigen einkernigen Cysten dieses Stadiums. Fig. 20 zeigt den Prozeß vollendet, auch die zweite abgestoßene Chromatinkugel resorbiert und verschwunden. Dieser Zustand ist, wie gesagt, nach einigen Tagen, die die Cyste im Wasser gelegen hat, erreicht; ich will sie in diesem Stadium als reife Cyste bezeichnen.

Die Infektion der Kaulquappen.

Verfüttert man nun solche Cysten an Kaulquappen, die ja begierig den Kot der alten Frösche verzehren, so sieht man zunächst die Kerne bestimmte Veränderungen eingehen (die übrigens auch an Cysten beginnen, die einige Zeit im Wasser gelegen haben). Der ganze Kern verliert seine fest umgrenzte Gestalt, er wird größer und am lebenden Objekt immer undeutlicher zu sehen. Diese Stadien sind es jedenfalls, die ZELLER gesehen hat, bei denen „in einzelnen Fällen die mehrfachen Kerne bei Zusatz von verdünnter Essigsäure ganz auffallend blaß und undeutlich sich zeigten, hin und wieder aber auch gar keine Kerne, weder mehrfache noch einfache, nachgewiesen werden konnten“ (l. c. p. 361). Im letzteren Falle mögen

ihm auch abgestorbene Cysten untergekommen sein, wie sie öfters auch nach verhältnismäßig kurzem Liegen im Wasser in Menge auftreten — vielleicht infolge zu starker Fäulnis im umgebenden Medium. Zeller zog daraus den Schluß, die einkernigen Cysten entständen vermutlich durch Anflösuug der Kerne und Nenbildung des einen; eine Ansicht, die ich mir, beeinflußt durch die ganze bisherige Literatur, vollständig zu eigen machte. Ich verbrachte daher das ganze vorige Frühjahr mit dem Aufsuchen der Stadien dieses Prozesses. Auch die gefärbten Präparate solcher frisch verfütterter Cysten schienen diese Meinung zu bestätigen. Sie zeigten (Taf. III Fig. 21) die Kerne etwas vergrößert, ohne deutlich nachweisbare Kernmembran, das Chromatin in größeren Brocken regellos verteilt. Meist war der Kern dabei auch ziemlich stark in die Länge gezogen, wie in den Fig. 27, 29, 31. Öfters sah ich Bilder, in denen die einzelnen Kerne so vergrößert, ihre Chromatininseln so auseinandergezerrt waren, daß die einzelnen Kerne sich nur schwer gegeneinander abgrenzen ließen, so daß ich wieder eher an Kernverschmelzung ohne vorherige Auflösung — im Sinne Tönniges' — zu glauben geneigt war. Die Schwierigkeit, zu einem Verständnis der Vorgänge zu gelangen, wurde noch durch mehrere Umstände vermehrt. Einmal fand ich fast stets größere und kleinere neu ausgeschlüpfte Individuen im selben Kaulquappendarm durcheinander, so daß ich meinte, die Versuchstiere müßten schon vorher infiziert gewesen sein; das mag ja wohl oft zutreffend gewesen sein, mußte aber, wie wir sehen werden, keineswegs mit Notwendigkeit aus dem erwähnten Befund gefolgert werden. Ich vergeudete also zunächst viel Zeit und Arbeit damit, mir sicher parasitenfreies Ausgangsmaterial zu verschaffen, zunächst durch Aufzucht von Froschlarven aus Laich, dann aus künstlich befruchteten, aus frisch abgetöteten Fröschen entnommenen Eiern, um schließlich vor derselben Erscheinung zu stehen. Sodann schlüpften mir regelmäßig die Opalinen vielkernig aus vielkernigen Cysten aus, was ja nach meiner vorgefaßten Meinung nicht geschehen durfte. Ich glaubte also zunächst, die Kerne hätten sich schon geteilt, und suchte durch beständiges Verkürzen der Zeit zwischen Infektion und Untersuchung die einkernigen Individuen zu finden. Als auch dies nicht zu dem erwarteten Resultat führte, hielt ich mich an die Bemerkung Zeller's (p. 361 f.):

„Nicht gerade selten geschieht es, daß die Tierchen noch mit den ursprünglichen mehrfachen Kernen ihre Cysten verlassen, und daß erst im Verlaufe der nächsten Tage der einfache Kern sich

bildet. Dies scheint mir hauptsächlich dann der Fall zu sein, wenn die Opalinencysten nicht schon längere Zeit im Wasser gelegen haben, sondern sowie sie aus dem Mastdarm eines erwachsenen Frosches kommen, auch rasch in eine Kaulquappe übergeführt werden." Auch diesem Fehler suchte ich vorzubeugen durch Liegenlassen der Cysten im Wasser bis zur Grenze des Zulässigen — wieder ohne das gewünschte Resultat. Wie ZELLER zu dieser Ansicht gekommen sein mag, weiß ich nicht; es wird wohl nur ein zufälliges Zusammentreffen gewesen sein. Ein anderer verwirrender Übelstand ergibt sich tatsächlich durch den von ZELLER gerügten Fehler. Läßt man die Cysten nach ihrer Entleerung aus dem Froschdarm nicht lange genug im Wasser liegen, daß sie hier den oben beschriebenen und in Fig. 17—20 abgebildeten Prozeß der Ausstoßung der zweiten Chromatinkappe vollenden können, so tritt er erst im Kaulquappendarm auf, wobei er sich mit dem eben erwähnten Prozeß der Kernauflockerung verbindet. Man findet dann in den ausschlüpfenden und frisch ausgeschlüpften Tieren Kerne, wie sie in den Fig. 22. 26, 27 abgebildet sind.

Obgleich nun dieser Vorgang sich auch in der Natur unter normalen Verhältnissen oft genug abspielen mag, sobald eben Kaulquappen über frisch entleerten cystenhaltigen Froschkot geraten, werde ich doch der besseren Übersichtlichkeit halber diesen Prozeß als eine Anomalie behandeln und als Verfütterung unreifer Cysten dem normalen Vorgang, der Infektion durch reife Cysten (siehe oben p. 19) gegenüberstellen. Im Schema (Taf. I) habe ich demgemäß nur den normalen Verlauf dargestellt, bei dem also Fig. 9 unbedingt im Wasser, außerhalb des Wirtstieres, auftritt.

Über diesen Schwierigkeiten und Versuchen war mir der Frühling 1905 dahingegangen. Nach Ablauf der Fortpflanzungsperiode von *Rana temporaria* resp. *Opalina ranarum* hatte ich mich zur Beobachtung von *O. dimidiata* gewendet, ohne ein anderes Resultat zu erzielen als die Erkenntnis, daß die bisher geschilderten Vorgänge auch bei dieser Art ebenso verlaufen wie bei *O. ranarum*.

Im Laufe des heurigen Frühjahrs war ich anfangs durch Krankheit an weiterer Beobachtung verhindert, so daß ich erst gegen Ende der Fortpflanzungszeit von *O. dimidiata* die Arbeit wieder in Angriff nehmen konnte.

Und nun gelang es mir gleich durch einen glücklichen, fast zufälligen Fund das Rätsel zu lösen und den Zeugungskreis zu schließen. Herr Dr. PRANDTL hatte mir Ende Juni in liebenswürdiger Weise eine Anzahl Kaulquappen von *Rana esculenta* überlassen, die ich

infizieren wollte. Um mich zu überzeugen, ob sie schon infiziert wären, untersuchte ich zunächst eine und fand ihren Mastdarm bereits mit einer Unzahl junger Opalinen angefüllt. Unter diesen fand ich sofort die in Taf. III Fig. 39 dargestellten Copulationsstadien sowie einige Teilungsstadien, wie sie in Fig. 32 wiedergegeben sind. Offenbar hatten sich die Kaulquappen vor ganz kurzer Zeit infiziert. Selbstverständlich tötete ich nun eine Anzahl von Tieren ab und stellte mit den übrigen Infektionsversuche an. Als ich hier bei *O. dimidiata* zu einem Verständnis der Vorgänge im Kaulquappendarm gelangt war, wurde es mir auch möglich, in den Präparaten von *O. ranarum*, die ich noch vom vorigen Frühjahr her hatte, eine Anzahl in den Cyklus passender Stadien zu finden. Es gehört hierzu ein sehr großes Material, da die entscheidenden Prozesse sich offenbar außerordentlich rasch abspielen.

Ich beginne nun die fraglichen Vorgänge der Reihe nach zu schildern. Die oben beschriebene Auflockerung der Cystenkerne ist nicht, wie ich zuerst dachte, ein Vorbote der Kernauflösung oder Kernverschmelzung, sondern dieser Vorgang leitet offenbar die Bildung der Befruchtungsspindel ein. Man findet solche Kerne fast immer bei ausschlüpfenden und ausgeschlüpften Tieren. Nur selten findet man Kerne in diesen Stadien, wie sie Taf. III Fig. 24[1]) zeigt: die Kernauflockerung hat noch nicht begonnen; offenbar ist die Cyste etwas verfrüht oder direkt nach der Ausstoßung der zweiten Chromatinkappe von der Froschlarve aufgenommen worden.[2]) Häufiger, wie gesagt, findet man „verfrüht“ ausgeschlüpfte Tiere, siehe Taf. III Fig. 22, 26, 27.

Das Ausschlüpfen selbst habe ich einige Male beobachten können, allerdings nicht den ersten Anfang, die Durchbrechung der Cystenhülle; diese war in allen Fällen schon erfolgt, so daß ich über die Art dieses Vorganges nichts mitteilen kann. Taf. III Fig. 23 zeigt zwei Stadien des Ausschlüpfens von *O. dimidiata*, die etwa 10 Minuten auseinander liegen. Hat das Tierchen ein Ende aus der durchbrochenen Cystenhülle herausgestreckt, so beginnt es außerordentlich lebhaft mit den Wimpern zu arbeiten; zunächst jedoch längere Zeit, ohne erhebliche Fortschritte zu machen. Offenbar be-

[1]) Alle Stadien von *O. dimidiata* sind, wie auch die erwachsenen Tiere, viel länger und schlanker als die von *O. ranarum*.

[2]) Um den Zustand der Kerne in dieser Figur zu erklären, muß wohl außerdem noch angenommen werden, daß das Ausschlüpfen aus der Cyste in diesem Fall ganz besonders rasch erfolgt ist.

reitet es ihm große Schwierigkeiten, sich aus seiner zusammengerollten Stellung zu befreien. Oft zieht es sich wieder zurück, dreht sich mehrfach in der Cyste um sich selbst, streckt wieder das gleiche Ende heraus und wiederholt dies Spiel mehrere Male, bis es mit einem plötzlichen Ruck einen weiteren Teil des Körpers durch die verhältnismäßig enge Öffnung hervorpreßt, wobei es sich als außerordentlich metabol erweist.

Auch die schon außerhalb der Cyste befindlichen Teile rollen sich oft noch spiral ein und wieder auseinander, die Cilienbewegung wird ganz exzessiv lebhaft, kurz, man hat den Eindruck, daß das Tierchen sich ganz außerordentlich anstrengen muß, um seine Freiheit zu gewinnen. Ist dies endlich geschehen, so streckt es sich gerade, wie in Fig. 24, und schwimmt sehr rasch davon, um gewöhnlich sofort im dichtesten Haufen der durcheinander sich drängenden Genossen zu verschwinden. Gefärbte Präparate von ausschlüpfenden Tieren sieht man nicht selten (siehe Taf. III Fig. 22); doch liegt da ja meist der Verdacht nahe, daß es sich um Cysten handelt, die bei der Anfertigung des Präparates zerquetscht wurden. Löwenthal sagt (l. c. p. 389 f.): „Dagegen sah ich nicht so ganz selten drei- und zweikernige Cysten, bei denen durch ein Loch in der Wandung ein Protoplasmapfropf hinausragte und ein in die Länge gezerrter Kern nach diesem Loch hinstrebte.“ Er bringt diese Bilder vermutungsweise in Zusammenhang mit dem Einkernigwerden der Cysten. Nach meiner Ansicht handelt es sich ganz selbstverständlich nur um ausschlüpfende Tiere oder um die Resultate von Quetschungen (welch letztere Möglichkeit er selbst offen läßt). Löwenthal wäre jedenfalls gar nicht auf die oben erwähnte Idee verfallen, wenn er nicht, ebenso wie ich, unbedingt einen Modus hätte finden wollen, wie die vielkernige Cyste einkernig wird. Nachträglich ist es mir übrigens oft kaum begreiflich, wie sich alle Beobachter[1]) so fest in den von Engelmann unschuldigerweise inaugurierten Irrtum verbeißen konnten, daß sie überhaupt nur in dieser Richtung suchten. Man bedenke nur, daß in jedem Präparat, das ich untersuchte, ohne Ausnahme (und bei den anderen Beobachtern sicherlich auch!) weitaus der größte Teil der freien kleinen Opalinen mehrkernig war. Natürlich schob ich dies auf nachträgliche Kernteilung in den ursprünglich einkernigen Individuen, und in den Fällen, wo ich nicht das Gegenteil sicher wußte, auf frühere Infektion. Heute weiß ich übrigens (wenn anderes die wenigen dies-

[1]) Ich selbst natürlich nicht am wenigsten.

bezüglichen Beobachtungen nicht auf einen Zufall zurückzuführen sind), daß man die Kaulquappen nur etwa 3 Tage hungern zu lassen braucht, um sie parasitenfrei wiederzufinden. Dieselbe Beobachtung scheint auch Zeller gemacht zu haben (vgl. l. c. p. 362).

Doch kehren wir zu den frisch ausgeschlüpften mehrkernigen Opalinen zurück. Ein fünfkerniges Individuum, das ich nach dem Ausschlüpfen im Auge behalten konnte, begann etwa nach $^{1}/_{4}$ Stunde sich quer zu teilen (Taf. III Fig. 28). Leider starben die Teilstücke bald danach ab. Jedoch sah ich ähnliche Teilungen dann häufiger, und konnte sie in den gefärbten Präparaten auch mehrfach wiederfinden (Taf. III Fig. 29, 30). An den Größenverhältnissen erkennt man nun auch leicht die Resultate dieser erstmaligen Teilung (Taf. III Fig 31). Auf diese und die folgenden Zellteilungen, d. h. auf die Gametenbildung, bezieht sich jedenfalls die Mitteilung von Tönniges (1899), daß auf die Conjugation folgend „eine lebhafte Vermehrung der jungen Opalinen beginne". Er hat nur die Reihenfolge der beiden Vorgänge gerade umgekehrt kombiniert.

Die Gametenbildung.

Die Zahl der Zellteilungen, die ein Individuum nach dem Verlassen der Cystenhülle durchzumachen hat, richtet sich natürlich ganz nach der Anzahl seiner Kerne. Wie auch sonst bei den Opalinen, findet man auch hier Quer- und Längsteilungen; nur scheinen die ersteren mehr bei den größeren, noch mehrkernigen, die letzteren bei den kleineren wenigkernigen Individuen vorzukommen. Mit ziemlicher Regelmäßigkeit offenbar entstehen die Endprodukte dieser Reihe von Teilungen, die einkernigen Gameten, durch Längsteilung. Mehrfach konnte ich diesen Vorgang am lebenden Tier verfolgen (Taf. III Fig. 32 a—d); einzelne Stadien sah ich ziemlich häufig. Fig. 29 zeigt eine Ausnahme: hier liegt eine Querteilung vor, die ein einkerniges Teilstück liefern wird. Daß dies bei dreikernigen Individuen nicht immer so zu verlaufen braucht, scheint mir Fig. 33 zu beweisen. Ich konnte das merkwürdige Teilungsstadium, bei dem sich die eine Hälfte noch vor Vollendung des Prozesses schon wieder längs zu spalten beginnt, eine Zeitlang beobachten, leider ohne die Kerne erkennen zu können. Aber ich kann es nicht anders deuten, wie als dreikerniges Individuum, dessen rechte Hälfte einen, die linke zwei Kerne mitbekommt. Es wäre also ein Stadium, das vollständig dem in Fig. 34 dargestellten entspricht: nur daß die nächste Längsteilung, die auch das zweikernige Stück in zwei einkernige Gameten spalten soll, hier etwas verfrüht

einsetzt. Lebend sah ich nur Gameten, denen man es gleich ansah, daß sie ihr Dasein einer Längsteilung verdankten, und zwar nur solche von *O. dimidiata*. Sie sind, wie alle anderen freischwimmenden Stadien dieser Art außerordentlich langgestreckt.[1]) Nach dem Hinterende zu verjüngen sie sich stark und ziehen sich in eine feine, oft sehr lange Spitze aus. Ihre Länge beträgt 30—40 μ; die von *O. ranarum*, die ich nur gefärbt gesehen habe, sind nur etwa halb so lang, dafür aber viel breiter (Taf. III Fig. 38). Die lebenden Gameten von *O. dimidiata* sind äußerst charakteristisch und nicht leicht mit einem anderen Stadium zu verwechseln, höchstens mit zweikernigen Gametocyten, die aber natürlich merklich größer sind. Auffallend ist an ihnen die geringe Zahl von Cilien, die in weiten Abständen gleichmäßig über das Tierchen verteilt sind. Der Kern ist langgestreckt, oft direkt spindelförmig geworden (Taf. III Fig. 36). Seine Struktur ist infolge der geringen Färbbarkeit leider meist kaum zu erkennen, wie dies schon vorher bei den letzten Teilungen der Gametocyten der Fall war (Taf. III Fig. 34, 35). Im ganzen ist er sehr chromatinarm; nur selten ist ein nucleolusartiges Gebilde in ihm zu finden. Kernteilungen kommen von der Encystierung bis zur Copulation nie vor. Plasmaeinschlüsse finden sich, außer den gewöhnlichen Granulationen des Entoplasmas, selten; ab und zu sieht man im Innern einige stark lichtbrechende verschieden große Kügelchen, die sich dann in den jungen Agamonten immer häufiger finden. Auch der allgemeine Habitus der Gameten (und kleineren Gametocyten) ist sehr charakteristisch. Sie sind ganz platt; ein breiter Saum festeren hyalinen Ectoplasmas umgibt das granulierte, offenbar flüssigere Entoplasma, so daß dieser Umstand, zusammen mit ihrer Form und Bewegungsweise, ihnen eine auffallende Ähnlichkeit mit großen Trypanosomen verleiht. Wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnte, wird diese Ähnlichkeit noch unterstrichen durch das gelegentliche Vorkommen von Agglomerationen

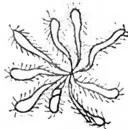


Fig. A. Agglomerationstern von Gameten von *O. dimid.* Skizze nach dem Leben.

[1]) Einen typischen Gameten bildet Engelmann (1875) in seiner Taf. V Fig. 3, 4 nach dem Leben ab. Auch Léger u. Duboscq (1904 b) bilden in ihrer Fig. 8 von *O. saturnalis* einen typischen Gameten nach einem Eisenhämatoxylin-Präparat ab, der auch den mir aufgefallenen schwachen Cilienbesatz zeigt. Er sieht genau aus wie ein Gamet von *O. dimidiata*, nur ist sein Kern gut gefärbt.

(siehe Textfig. A). Besonders in den Partien von Präparaten, in denen die Flüssigkeit ziemlich rein vom Darminhalt der Kaulquappe geblieben ist, findet man häufiger solche Rosetten. Die Agglomeration scheint mir stets ein sicherer Vorbote des Absterbens der betreffenden Form zu sein; ein Präparat, in dem diese Rosetten auftreten, kann man ruhig wegwerfen, da sich keine normalen ungestörten Prozesse mehr darin abspielen werden. Auch zweikernige Gametocyten und junge Agamonten scheinen an diesem Vorgang teilnehmen zu können.



Fig. B. Anormale Teilungen („Knospungen") bei der Gametenbildung von *O. dimid.* Skizzen nach dem Leben.

Bei der Gametenbildung sieht man nicht selten anormale Formen, wie sie in beistehender Abbildung skizziert sind. Sie erinnern fast an Knospungen; es wäre möglich, daß Tönniges, der vom Vorkommen von Knospungen spricht, solche Stadien vor Augen gehabt hat. Vielleicht sind sie so zu erklären, daß ein Geschlechtskern mit der zugehörigen Protoplasmaregion verfrüht, noch vor Ablauf der Zellteilungen, die eigentlich voraufgehen sollten, seine Selbständigkeit erlangt und sich vom Gametocyten loslöst. Da mir gefärbte Präparate von solchen Stadien nicht vorliegen, kann ich nichts Sicheres darüber mitteilen. Ob aus diesen vermeintlichen Knospungen lebensfähige Produkte hervorgehen, weiß ich nicht.

Die Copulation.

Wie bei dem Bildungsmodus der Gameten zu erwarten, zeigen sie immerhin merkbare Größendifferenzen. Jedoch müssen sie auf jeden Fall als Isogameten bezeichnet werden. In einigen günstigen Fällen sah ich sie in sehr großer Zahl in einem Präparat lebhaft herumschwimmen. Vielleicht infolge ihres spärlichen Cilienbesatzes sind sie sehr leicht in ihren Bewegungen zu beeinflussen; größere Agamonten und Gametocyten, Rotatorien usw. wirken schon auf ziemlich weite Entfernung so auf sie ein, daß sie anscheinend willenlos herumgetrieben werden. Besonders eben im Ausschlüpfen aus der

Infektionscyste begriffene Gametocyten, die ja sehr heftig mit den Cilien arbeiten, wirken in dieser Weise auf sie ein, so daß man sie oft in auffallender Weise von einem oder mehreren Gameten umschwärmt findet. Wo jedoch solche Störungen nicht wirken, bewegen sie sich sehr geschickt. Öfters sah ich sie paarweise, wie spielend, miteinander umherschwimmen, wie wenn sie voneinander (chemotaktisch?) angelockt würden. Beim Schwimmen bewegen sie sich stets mit dem breiteren Ende nach vorn.

Den Vorgang der Copulation im Zusammenhang zu beobachten, gelang mir nur einmal. Ich habe ihn in Taf. III Fig. 39a, b, c in nach dem Leben angefertigten Skizzen dargestellt. Häufiger sah ich das Stadium der Fig. 39a, in dem die beiden Tierchen sich mit den Vorderenden gegeneinander legen und langsam in gleichem Sinne um ihre Längsachsen rotieren, wobei es aussieht, als ob sie stark gegeneinander drückten. In diesem Stadium können sie ziemlich lange auf einem Fleck verharren. In dem erwähnten Fall klappten sie dann ziemlich plötzlich scherenartig zusammen, so daß das in Fig. 39b dargestellte Bild entsteht, und schwammen dann langsam fort. Während des Schimmens nähern sich dann die Seitenränder immer mehr und verschmelzen allmählich immer weiter von vorn nach hinten (Fig. 39 c, d) bis einheitliche Individuen mit zwei getrennten Schwänzchen entstehen. Bis hierher nahm der Vorgang in meinem Falle etwas über eine halbe Stunde in Anspruch. Mit Längsteilungsstadien können solche Individuen, die ich öfters fand, nicht verwechselt werden, da sich bei diesen immer die breiten Vorderenden zuerst voneinander trennen. Die Kerne sind bei diesen Copulationsstadien nur undeutlich zu erkennen; man sieht, daß sie spindelförmig geworden sind und mit zunehmender Verschmelzung der beiden Gameten sich einander immer mehr nähern. Gefärbte Präparate derartiger Stadien fand ich nicht sogar selten, jedoch waren hier infolge der schon erwähnten mangelhaften Technik die Kerne meist auch nicht besser zu erkennen als am lebenden Objekt. Taf. III Fig. 40 stellt ein Stadium mit etwas distinkter gefärbten Kernen dar, das man eventuell auch für ein Längsteilungsstadium (letzte Phase der Gametenbildung) halten könnte, das ich aber wegen der bereits typisch spindelförmig gewordenen Kerne mit Bestimmtheit für ein frühes Copulationsstadium halte, deren beide Individuen beim Abtöten noch Zeit gefunden haben, sich zur Birnform zu kontrahieren. Ist die Verschmelzung perfekt geworden, so nimmt die Zygote rasch die in Fig. 42 dargestellte Birnform an, wobei die Cilien verschwinden. Am längsten bleiben einige Wimpern noch

am spitzen Ende erkennbar, doch ist die Zygote bereits unbeweglich geworden. Die beiden Befruchtungsspindeln sind sich in solchen Formen meist bis zur Berührung nahe gerückt. Fig. 41 zeigt eine solche Zygote, deren Kerne offenbar im Begriff sind, zu verschmelzen. In diesem Stadium verharrt die Copula meist längere Zeit; man findet sie verhältnismäßig recht häufig, vielfach im dichtesten Gewühl noch oder wieder frei beweglicher Formen, wo sie rastlos hin und her gestoßen und gedreht wird.[1]) Ganz allmählich geht nun, nach Verlust auch der letzten Cilien, die Birnform in die volle Kugelform über. In diesem Stadium tritt an der Zygote eine feine charakteristische Streifung auf, die annähernd konzentrisch der Peripherie verläuft, jedoch nicht überall gleichmäßig ist, sondern an der einen oder anderen Seite deutlicher hervortritt, so daß das Bild einer Längsstreifung entsteht (Taf. III Fig. 43). Vergleicht man hiermit die Bemerkung Zeller's (S. 360): „Eine Längsstreifung des Körpers aber, welche Engelmann annimmt, habe ich nicht gesehen, dagegen eine meistens sehr deutliche Faltenbildung, welche leicht für Längsstreifung angesehen werden kann“, so ist dies ein Beweis mehr für meine Ansicht, daß Engelmann im Kaulquappendarm gar nicht die Infektionscysten, sondern erst die Copulationscyste gesehen hat. Zeller spricht hier nämlich von der Cyste des Froschdarms, also der Infektionscyste, und hat also seinerseits auch Recht.

Häufig fand ich auch in diesen Cystozygoten die Befruchtungsspindeln noch nicht vereinigt (Taf. III Fig. 43). Wo sie aber bereits verschmolzen sind, haben sie, wider Erwarten, nicht eine Teilungsspindel, sondern einen großen runden bläschenförmigen Kern gebildet, der ganz auffallend chromatinarm ist (Taf. III Fig. 44). Manchmal fand ich im Kern zwei etwas chromatinreichere Klümpchen, wie sie Fig. 44 zeigt, wohl die von Zeller und Tönniges erwähnten

[1]) Die von Léger u. Duboscq (1904h) beschriebenen, aber nicht abgebildeten „formes immobiles et complètement chauves“ von *O. saturnalis* sind jedenfalls solche Zygoten. 1904a sprechen diese beiden Autoren von zwei Modi der Cystenbildung, die ich mir nicht anders erklären kann als dadurch, daß sie vielleicht anormales Material vor sich hatten.

Sie beschreiben für *O. ranarum*

1. „Kystes schizogoniques endogènes“, bei denen im erwachsenen Tier sich einige Kerne mit zugehörigem Plasmabezirk mit einer Cystenhülle umgeben und aus dem Tier herausfallen sollen,

2. „Kystes de conjugaison“, bei denen sich zwei Tiere (in welchem Stadium?) mit einer gemeinsamen Hülle umgeben sollen.

Die von Cohn (1904) beschriebene und abgebildete Conjugation dürfte wohl sicher keiner echten Opalina angehören.

Nucleolen. Im Leben läßt die Cystozygote keine besondere, vom Zelleib gesonderte Cystenhülle erkennen; doch tritt bei Zusatz von verdünnter Essigsäure die in Fig. 43 eingezeichnete Membran sehr deutlich hervor. Der Zwischenraum zwischen ihr und dem Zelleib ist ganz wesentlich geringer wie der zwischen der eigentlichen Infektionscyste und ihrer äußeren Kontur. Die Größe der eigentlichen Cysten ist jedoch, wie ein Vergleich der Fig. 20 u. 44 zeigt, ziemlich genau gleich.

Auch diese Cyste verhält sich ganz wie die Infektionscyste, insofern das Tier anfangs keine Cilien zeigt und seine Hülle vollständig ausfüllt, später aber wieder in Windungen im Innern der Cystenhülle aufgerollt liegt und seinen Cilienbesatz deutlich erkennen läßt. So geben wenigstens Engelmann und Zeller übereinstimmend an, und ich habe keinen Grund, die Richtigkeit dieser Angaben zu bezweifeln, wenn mir auch bei meinem geringen Material dieses Stadium nicht zu Gesicht gekommen ist. Auch den Akt des Ausschlüpfens selbst habe ich nicht beobachtet. Jedoch fand ich häufig genug die jungen, noch einkernigen, also ganz frisch ausgeschlüpften Agamonten (Taf. III Fig. 45, 46, 47). Sie sind von den gleichfalls einkernigen Gameten leicht zu unterscheiden. Schon ihr dichter Cilienbesatz läßt sie sofort erkennen, ebenso ihre bedeutendere Größe und die Größe des Kerns (Syncaryons). Auch beginnen schon in diesen Formen die Kügelchen resp. scheibenförmigen Körperchen wieder reichlicher aufzutreten. Im Innern des Syncaryons bemerkt man oft den von Zeller erwähnten „Nucleolus“ (siehe Fig. 47). Er kann auch wandständig gelagert sein (Fig. 46) oder, wie auch Zeller angibt, in zwei bis mehrere Teile aufgelöst. Hierher gehört jedenfalls der in Fig. 45 dargestellte Kern, bei dem ein beträchtlicher Teil des Chromatins sich in Form von zwei wandständigen Kappen, ähnlich denen der noch unreifen Geschlechtskerne, differenziert hat. Auch hier wieder sind aber der oder die Nucleolen keineswegs konstante Gebilde. Man findet auch genug Kerne, die ganz wie die der älteren Agamonten gebaut sind.

Die jungen Agamonten der metagametischen Generation beginnen nun rasch heranzuwachsen. Zellteilungen konnte ich an ihnen nie feststellen, ebensowenig wie die früheren Autoren (abgesehen von der bereits erklärten unrichtigen Angabe Tönniges'). Engelmann und Zeller schildern übereinstimmend und richtig, wie sich bei fortgesetztem Wachstum der jungen Opalina die Kerne allmählich vermehren, bis die normalen großen Agamonten des Froschdarmes resultieren. Der Zeitpunkt der ersten Kernteilung ist nicht ganz

konstant; d. h. das Tier kann zu einer verhältnismäßig beträchtlichen Größe herangewachsen sein, ehe diese eintritt, oder das Syncaryon teilt sich schon sehr bald nach dem Ausschlüpfen der Cystozygote. Bald treten dann sehr lebhafte Kernteilungen auf (Fig. 51) in deren Verlauf die Kerne, wie auch schon Engelmann und Zeller angeben, kleiner werden als das Syncaryon. Wie dann allmählich die normale Form und Größe des Agamonten erreicht wird, hat Zeller für *O. ranarum* (l. c. p. 363 f.) ausführlich geschildert. Nur ganz am Anfang bieten die Kerne noch ein abweichendes Aussehen (Taf. III Fig. 49, 50); sie zeigen noch vielfach Nucleolen in wechselnder Anordnung (Fig. 50). Auch in der ersten Teilungsspindel sieht man oft noch Chromatin in größeren Gebilden verteilt (Fig. 49), während bei anderen Exemplaren (Fig. 48, 51) schon die ersten Kernteilungen ganz wie die übrigen Mitosen der agamogenen Generationen aussehen. Jedenfalls aber sind bei Stadien mit etwa vier Kernen derartige Bilder schon nicht mehr zu sehen; sie gleichen in jeder Beziehung bis auf die Größe, den alten Agamonten des Froschdarmes. Auch die normale Menge von Kügelchen und scheibenförmigen Körperchen ist dann schon wieder erreicht (Fig. 52).

Aus dem geschilderten Verhalten der „Nucleolen“, das mir ganz unregelmäßig zu sein schien, in das sich aber bei Untersuchung sehr reichlichen Materials vielleicht doch auch Gesetzmäßigkeit bringen ließe, möchte ich den Schluß ziehen, daß wir es hier mit Chromatin zu tun haben, das in dieser Form in die Kerne der Agamonten eigentlich nicht hineingehört. Ich habe oben die Meinung ausgesprochen, daß das zur Chromidien- resp. Sporetienbildung austretende Chromatin in den Kernen vorher bereits vorhanden, aber färberisch nicht nachweisbar war. Mir scheint nun die Meinung wohl diskutabel, daß die in den Kernen und Kernspindeln der Gameten, Zygoten und ganz jungen Agamonten so auffällig und scheinbar regellos auftretende und verschwindende chromatische Substanz eben dieses Material darstellt, das erst gewisse, noch nicht näher zu präzisierende Umlagerungen und Umwandlungen innerhalb des Kernes durchzumachen hätte, bevor es im Kern in einer für uns zurzeit nicht nachweisbaren Form ruht, um eben erst bei der Chromidienbildung wieder in Erscheinung zu treten.

Ich habe nun noch auf den oben beschriebenen und Taf. II Fig. 11—20 dargestellten auffallenden Prozeß zurückzukommen, auf die zweimalige Ausstoßung der Chromatinkappen der neugebildeten Geschlechtskerne. Wenn man das weitere Schicksal dieser Kerne

kennt, so drängt sich vor allem die Vermutung auf, die ich durch die Anwendung der Ausdrücke „reife“ und „unreife“ Cysten schon angedeutet habe: daß es sich hier um Reifungsvorgänge handelt, die der Richtungskörperbildnng der Eier zu vergleichen sind.

Reifungs- und Reduktionserscheinnngen sind ja bei Protozoen nichts Unerhörtes mehr; es handelt sich nur darum, ob es statthaft ist, den beschriebenen merkwürdigen Modns der Chromatinausstoßung mit den gewöhnlich caryokinetisch verlaufenden Reifeteilungen zu vergleichen. Schaudinn stellte ohne Bedenken die bei den Macrogameten von *Coccidium schubergi* stattfindende Ausstoßung des Caryosoms aus dem Kern und die damit verbundene Verminderung des Chromatingehaltes den Reifeteilungen der Metazoeneier an die Seite. Er und seine Schule haben auch späterhin konsequent Verminderungen der Kernmasse bei den Gametocyten von Trypanosomen und anderen Protozoen als „Reduktion“ bezeichnet, ohne daß deshalb die betreffenden Vorgänge sich als typische Mitosen darzustellen brauchten.[1])

Gewiß würden also diese Forscher kein Bedenken getragen haben, die von mir beschriebenen Vorgänge an den Geschlechtskernen der Opalinen als Reduktionsteilungen in Anspruch zu nehmen. Ich selbst kann auch keineswegs in dem Fehlen der typischen Caryokinese ein schwerwiegendes Argument gegen diese Deutung erblicken. Denn wenn wir anch in dem komplizierten Apparat der Caryokinese ein Mittel zu erblicken pflegen, das eine peinlich genaue Verteilung des Chromatins anf zwei gleiche Hälften gewährleistet, so ist damit doch durchaus nicht gesagt, daß die bei niederen Organismen häufigen amitotischen Kernteilungen nicht dasselbe Resnltat, wenigstens annähernd, erreichen. Es sind ja auch die von mir und anderen als Mitosen beschriebenen Kernteilungen der Opalinen noch weit entfernt, der typischen Caryokinese zu gleichen. Abgesehen von dem Fehlen der Centrosome, ist es auch nicht gelungen, eine Spaltung der Chromosome nachzuweisen; ich glaube auch, daß eine solche gar nicht stattfindet, sondern eher, daß sie sich gleich in ihrer vollen Zahl, d. h. 24 bei den Kernen der Agamonten, 48 bei den unreifen Gamontenkernen, aus dem Spirem sondern und gleichmäßig auf die beiden Spindelpole verteilen. Auch gehen ja in vielen Fällen noch größere oder kleinere Chromatinteile in die Spindel ein, ohne sich zu Chromosomen umzuwandeln. Auch der Umstand, daß die Chromatinausstoßung, wie die echte Reifeteilung der Geschlechtskerne z. B.

[1] Siehe auch Léger 1904 p. 332/33, Prowazek 1902 p. 298f. u. a.

bei Metazoen, zweimal hintereinander erfolgt, spricht für meine Annahme. Jedenfalls gewinnt der Vorgang hier schon eine höhere Ähnlichkeit mit echten Reifungsvorgängen, wie bei *Coccidium schubergi.*

Ausschlaggebend aber für die Beurteilung seiner Bedeutung sind die Folgen des Vorganges. Um kurz zu rekapitulieren: Die Agamontenkerne zeigen bei der Teilung an jedem Spindelpole 12 Chromosome, die neugebildeten Geschlechtskerne je 24. Nach der zweimaligen Ausstoßung der Chromatinkappen teilen sie sich nicht mehr, sondern je zwei vereinigen sich zum Syncaryon. Die Teilspindeln, die dieses und seine Abkömmlinge bilden, sind aber genau so gebaut, wie die in Fig. 3 abgebildeten Spindeln der Agamonten. Wenn es mir auch nicht gelang, hier die Chromosomenzahl sicher festzustellen, so kann ich doch soviel mit Bestimmtheit behaupten, daß sie nicht 24, überhaupt nicht erheblich mehr betragen kann als 12 an jedem Pole. Die Chromosomenzahl ist ja bei den Opalinen überhaupt außerordentlich schwer festzustellen. Nachdem dies aber einmal geglückt ist, genügt die Betrachtung der Spindelform vollständig, um festzustellen, daß dies dieselben Spindeln sind wie die der Agamonten. Die jungen ausgeschlüpften Zygoten werden ja auch direkt wieder zu Agamonten. Daß die erste, eventuell auch die zweite Teilungsspindel durch eingelagerte Chromatinteile ein abweichendes Aussehen gewinnt, ändert hieran nichts. Wie sich dies Verhalten vielleicht erklären läßt, habe ich schon oben erörtert; außerdem ist es ja keineswegs konstant, sondern man findet in denselben Stadien auch ganz normal aussehende Spindeln (vgl. Fig. 48).

Bedauerlich ist es, daß die mir vorliegenden Befruchtungsspindeln keine Chromosome erkennen ließen. Jedoch läßt sich ihr Wert aus den bekannten Tatsachen leicht berechnen: er kann nur sechs Chromosome auf den Pol betragen, wenn das Syncaryon wieder die normale Chromosomenzahl der Agamontenkerne enthalten soll.

Wir haben demnach den höchst eigenartigen Fall vor uns, daß jeder Geschlechtskern zunächst die doppelte Normalzahl enthält, die darauf durch zwei aufeinander folgende echte Reduktionsteilungen auf ein Viertel, d. h. die halbe Normalzahl herabgesetzt wird. Diese Annahme, so einzigartig sie auch im Tierreich dasteht, scheint mir wenigstens immer noch wahrscheinlicher, als die andere Möglichkeit, nämlich daß nur eine der Reifungsteilungen eine Reduktion der Chromosomenzahl bewirkt, während die andere, überschüssige Hälfte (oder besser Viertel) diejenige chromatische Substanz darstellt, die im Kern unsichtbar wird und erst bei der Chromidienbildung wieder in Erscheinung tritt.

Schluß.

Der Zeugungskreis der Opalinen ist mit dem Heranwachsen der ausgeschlüpften Zygote zum Agamonten geschlossen. Überblicken wir ihn noch einmal kurz, etwa nach dem auf Taf. I dargestellten Schema, so sehen wir sofort, wie weit er sich in jeder Hinsicht von den für die Ciliophoren bekannten Erscheinungen entfernt. Der Übersichtlichkeit halber habe ich die agamogene und die gamogene Generation in Form zweier Kreise ineinander gezeichnet und die Stadien der ersteren mit großen Buchstaben, die der letzteren mit Ziffern bezeichnet. Die mit 1 und A bezeichnete Figur erweist sich demnach als der Ausgangspunkt für beide Kreise; d. h. man kann es von vornherein den großen Individuen des Froschdarmes nicht ansehen, ob sie Agamonten oder Gamonten den Ursprung geben werden. Natürlich ist diese Figur, wie auch die übrigen Agamonten, im Verhältnis etwa zu den in Fig. 7—17 dargestellten Stadien weitaus zu klein gezeichnet und mit viel zu wenig Kernen versehen. Fig. A, B, C, D stellen die agamogenen Individuen dar, die sich durch abwechselnde Längs- und Querteilung fast das ganze Jahr hindurch im Darm der Frösche vermehren und nach jeder Zellteilung erst wieder zu normaler Größe heranwachsen. Wieviele derartige Generationen aufeinander folgen, kann ich nicht schätzen.

Fig. 2, 3 und 4 stellt zunächst die sukzessive Teilung der Individuen zu Beginn der gamogenen Fortpflanzungsperiode dar, bei welchen die Teilsprößlinge immer kleiner werden. Hiermit Hand in Hand geht die Bildung, Ausstoßung und Zerstäubung der Sporetien, während die Reservekerne sich noch nach dem Modus der Kerne der agamogenen Generationen teilen (Spindeln mit spitzen Polen und 12 Chromosomen an jedem Pol). Fig. 5 zeigt die neugebildeten Geschlechtskerne nebst Reservekernen, die dann bald verschwinden, Fig. 6 unreife Geschlechtskerne mit je zwei Chromatinkappen und die Teilung dieser Kerne (Spindeln mit runden Polen und 24 Chromosomen an jedem Pol). Fig. 7—9 zeigt die zwei aufeinander folgenden Reifeteilungen. Nach der ersten folgt die Bildung der Infektionscyste. Fig. 10 zeigt das Ausschlüpfen des Gametocyten, 11, 12 die Gametenbildung, 13 die fertigen Isogameten, 14 und 15 stellt die Copulation, 16 die Copulationscyste, 17 den frisch ausgeschlüpften und 18 den schon heranwachsenden Agamonten der ersten metagametischen Generation dar, der direkt wieder in die in Fig. A (1) abgebildete Form übergeht.

Wir haben also einen typischen Generationswechsel vor uns.

eine Anzahl agamogenetischer Generationen gesetzmäßig mit einer gamogenetischen abwechselnd. Ich brauche nicht näher auszuführen, wie sehr der ganze Entwicklungscyklus von *Opalina* dem von verschiedenen Plasmodromen ähnelt. Wenn wir die Infektionscyste ausschalten, die ja an jeden anderen Punkt des Kreises versetzt werden könnte, so haben wir hier einen vollständig typischen Plasmodromen-Zeugungskreis vor uns (vgl. z. B. Schaudinn 1903). Es ist nun natürlich sozusagen nur noch Geschmackssache, ob man den Zeugungskreis als maßgebend für die systematische Stellung der Opaliniden ansehen will und sie demgemäß unter die Plasmodromen aufnimmt, oder ob man dem einzigen, allerdings auffallendsten Merkmal, das sie mit den Ciliophoren teilen, dem Besitze von Cilien, entscheidenden Wert zubilligt und sie in dieser Gruppe belassen will. Im letzteren Falle sind aber gewiß die Unterschiede, die sie von allen [1]) übrigen Vertretern der Gruppe trennen, so groß, daß sie die Aufstellung einer den Klassen der Ciliaten und Suctorien gegenüberstehenden neuen Klasse rechtfertigen würden.

Mir selbst erscheint der Wert dieses Merkmals in Übereinstimmung mit Doflein (1902) nicht so wesentlich. Betreffs dieses Punktes verweise ich auf Doflein's Ausführungen (l. c. p. 172 ff.).

Nach meiner Überzeugung hätten wir also in den Opalinen sehr abgeänderte Vertreter der großen Gruppe der Plasmodromen zu sehen. Eine Erörterung darüber, welcher Ordnung der Plasmodromen, ja sogar welcher Klasse sie einzureihen, resp. anzuschließen wären, würde bei dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse von den Verwandtschaftsverhältnissen der Protozoen durchaus müßig sein.

Vielleicht würde eine genaue Untersuchung des Zeugungskreises der zweikernigen Formen, *O. caudata* [Zeller] und *O.* (*Anoplophrya*) *intestinalis* [Stein], (*similis* [Zeller]) aus *Bombinator* wesentlich zum Verständnis der hier beschriebenen Tatsachen beitragen; ferner wäre jedenfalls von größtem Interesse eine Bearbeitung der von Léger u. Duboscq beschriebenen *Opalina saturnalis* aus *Box boops*, die in manchen Stadien wenigstens eine äußere Ähnlichkeit mit *Lophomonas*-Arten aufzuweisen scheint.

Ob die in Cephalopoden schmarotzenden Infusorien *Opalinopsis* und *Chromidina* überhaupt in die nähere Verwandtschaft der echten Opalinen gehören, ist zurzeit noch eine offene Frage. Der Nachweis

[1]) Die Ansicht Zeller's, daß die Fortpflanzung von *Nyctotherus* ganz der von *O.* entspreche, ist natürlich nicht richtig. Es findet sich nur Übertragung durch Cysten. *N.* verhält sich ganz wie ein echtes Ciliat.

Gonders (1904), daß wenigstens in vielen Fällen bei *Chromidina elegans* ein mehr oder weniger rudimentäres Cytostom auftritt, läßt mir die bisher angenommene Verwandtschaft mindestens zweifelhaft erscheinen; die von diesem Forscher beschriebenen Kernveränderungen, Chromidien- und wohl auch Sporetienbildung, stellen einen Teil des Entwicklungscyklus dieser Organismen dar, aus dem bestimmte Schlüsse auf den weiteren Verlauf zurzeit noch durchaus nicht gezogen werden können. Die Anoplophryen und ihre Verwandten dürften wohl in keinem Verwandtschaftsverhältnis zu den echten Opalinen stehen. Siehe auch Léger u. Duboscq (1904a). So scheint mir aus der Klarlegung des Zeugungskreises von *Opalina* für die Beurteilung ihrer systematischen Stellung unter den Protozoen nur so viel gewonnen, daß wir sie von den Ciliophoren entfernen und den Plasmodromen näher rücken müssen, ohne ihnen unter den letzteren eine weniger isolierte Stelle anweisen zu können, als die, die sie bisher unter den Ciliophoren eingenommen haben.

Literaturverzeichnis.

Balbiani, E. G. (1885): Sur un infusoire cilié parasite du sang de l'Aselle aquatique. (Anoplophrya circulans.) in: Recueil zoologique Suisse V. 2.

Barfurth, D. (1885): Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen. in: Arch. f. mikrosk. Anat. V. 25.

Berndt, A. (1902): Beitrag zur Kenntnis der im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen in: Arch. f. Protistenk. V. 1.

Bezzenberger, E. (1904): Über Infusorien aus asiatischen Anuren. in: Arch. f. Protistenk. V. 3.

Bortolotti, C. (1901/02): Sviluppo e propagazione delle Opalinine parassite del Lombrico. in: Monitore zoolog. Italian. V. 12 1901 u. V. 13 1902.

Bütschli, O. (1887—89): Protozoa. III. Abt.: Infusoria und System der Radiolaria. in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig 1887—89.

— (1890): Über den feineren Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.

— (1896): Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896.

Calkins, G. N. (1903): The protozoan nucleus. in: Arch. f. Protistenk. V. 2.

— (1905): Evidences of a sexual cycle in the life-history of Amoeba proteus. in: Arch. f. Protistenk. V. 5.

Caullery, M. et Mesnil, F. (1903): Sur la structure nucléaire d'un infusoire parasite des Actinies. in: Compt. rend. Soc. Biol. Paris V. 55.

Certes, A. (1879): Note sur l'Haptophrya gigantea Maupas, infusoire parasite des Batraciens anoures d'Algérie. in: Bull. Soc. Zool. France V. 4.

Claparède, E. (1861): Etudes anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. Mém. Soc. de physique et d'hist. natur. Genève V. 16.

Claparède, E. et Lachmann, J. (1858/59): Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. in: Mém. Inst. nat. Genevois V. 6.

Cohn, L. (1904): Zwei parasitische Infusorien aus Discoglossus pictus. in: Arch. f. Protistenk. V. 4.

Conte, A. et Vaney, C. (1902): Sur des émissions nucléaires observées chez des protozoaires. in: Compt. rend. Acad. Sc. Paris V. 135.

Cuénot, L. (1897): Evolution des Grégarines cœlomiques du Grillon domestique. in: Compt. rend. Acad. Sc. Paris V. 125.

— (1901): Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. in: Arch. d. Biol. V. 17.

Doflein, F. (1900): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. V. 14.

— (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1901.

— (1902): Das System der Protozoen. in: Arch. f. Protistenk. V. 1.

Drzewecki, W. F. (1904): Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens. in: Arch. f. Protistenk. V. 3.

Dujardin, F. (1841): Histoire naturelle des Zoophytes Infusoires. Paris 1841.

Engelmann, Th. W. (1875): Over Ontwikkeling en voortplanting van Infusoria. I. Ontwikkeling van Opalina ranarum binnen het darmkanal van den kikvorsch. in: Onderzoek. physiol. Laborat. Utrecht Hoogeschool. derde Reeks V. 3.

— (1876): Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. I. Entwicklung und Fortpflanzung von Opalina ranarum innerhalb des Darmkanals von Rana esculenta. in: Morphol. Jahrb. V. 1.

Everts, E. (1879): Bijdrag tot de Kennis der Opalinen uit het darmkanal van Batrachiers. in: Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereniging V. 4.

Fauré, E. (1904): Sur la structure du protoplasma chez les infusoires ciliés. in: Compt. rend. Soc. biol. Paris V. 57.

Föttinger, A. (1881): Recherches sur quelques infusoires nouveaux parasites des Céphalopodes. in: Arch. de Biol. V. 2.

Goldschmidt, R. (1904a): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. in: Biol. Centralbl. V. 24.

— (1904b): Die Chromidien der Protozoen. in: Arch. f. Protistenk. V. 5.

— (1904c): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. V. 21.

Gondan, R. (1904): Beiträge zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei den in Cephalopoden schmarotzenden Infusorien. in: Arch. f. Protistenk. V. 5.

Göze, J. A. E. (1787): Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer tierischer Körper. Leipzig 1787.

Gros, G. (1850): Note sur le mode de génération et les transformations successives d'un animalcule que l'on rencontre chez les grenouilles. in: Compt. rend. Acad. Sc. Paris V. 31.

Hartmann, M. (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. in: Biol. Centralbl. V. 24.

Hertwig, R. (1899a): Was veranlaßt die Befruchtung bei Protozoen? in: Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München V. 16.

— (1899b): Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. in: Festschr. f. C. v. Kupffer. Jena 1899.

— (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. in: Arch. f. Protistenk. V. 1.

— (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. in: Festschr. f. E. Haeckel. Jena 1904.

Keferstein, W. (1863): Untersuchungen über niedere Seetiere. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 12.

Klebs, G. (1896): Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

Kölliker, A. (1864): Icones histologicae. I. Bd. Der feinere Bau der Protozoen. Leipzig 1864.

Kunstler, J. et Gineste, Ch. (1902): Notice préliminaire sur l'Opaline dimidiate. in: Bibliographie anatomique V. 10.

— — (1905): Les sphérules trophoplasmiques des infusoires ciliés. in: Compt. rend. Acad. Sc. Paris V. 141.

Lang, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. 2. Lieferg. Protozoa. Jena 1901.

Lankester, E. Ray (1870): Remarks on Opalina and its contractile vesicles, on Pachydermon and Annelidan spermatophores. in: Quart. Journ. of micr. Sc. N. Ser. V. 10.

Léger, L. (1904): La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. in: Arch. f. Protistenk. V. 3.

Léger, L. et Duboscq, O. (1904a): Notes sur les infusoires endoparasites. I. Les Astomata représentent-ils un groupe naturel. in: Arch. Zool. expér. et gén., Notes et revue V. 2.

— — (1904b): Notes sur les infusoires endoparasites. II. Anoplophrya brasili L. et D. III. Opalina saturnalis L. et D. in: Arch. Zool. expér. et gén. V. 2.

Leidy, J. (1877): Remarks on some parasitic Infusoria. in: Proc. Acad. natur. sc. Philadelphia Jahrg. 1877.

Löwenthal, W. (1903): Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae Eidam. in: Arch. f. Protistenk. V. 2.

— (1904): Das Auftreten eines Mikronukleus-artigen Gebildes bei Opalina ranarum. in: Arch. f. Protistenk. V. 3.

Lühe, M. (1902): Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. in: Schriften d. physikal.-ökon. Gesellsch. Königsberg i. Pr. V. 43.

Maier, H. N. (1903): Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. in: Arch. f. Protistenk. V. 2.

Maupas, E. (1879): Sur l'Haptophrya gigantea, Opaline nouvelle de l'intestin des Batraciens anoures d'Algérie. in: Compt. rend. Acad. Sc. Paris V. 88.

Mesnil, F. (1905): Chromidies et questions connexes. in: Bull. Inst. Pasteur V. 3.

Neresheimer, E. (1905): Über vegetative Kernveränderungen bei Amoeba dofleini n. sp. in: Arch. f. Protistenk. V. 6.

— (1906): Der Zeugungskreis von Opalina. in: Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München V. 22.

Nussbaum, M. (1886): Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. in: Arch. f. mikrosk. Anat. V. 26.

Pfitzner, W. (1886): Zur Kenntnis der Kernteilung bei den Protozoen. in: Morphol. Jahrb. V. 11.

Prandtl, H. (1905): Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. in: Biol. Centralbl. V. 25.

— (1906): Die Konjugation von Didinium nasutum O. F. M. in: Arch. f. Protistenk. V. 7.

Prowazek, S. (1902): Zur Entwicklung der Gregarinen. in: Arch. f. Protistenk. V. 1.

— (1903): Flagellatenstudien. in Arch. f. Protistenk. V. 2.

— (1904a): Die Entwicklung von Herpetomonas. in: Arh. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte V. 20.

— (1904b): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. ibid. V. 21.

— (1904c): Entamoeba buccalis n. sp. ibid. V. 21.

— (1905): Studien über Säugetiertrypanosomen. ibid. V. 22.

Purkinje, E. u. Valentin, G. (1835): De phenomeno generali et fundamentali motus vibratorii. Vratislaviae 1835.

Rhumbler, L. (1895): Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 61.

— (1898): Zelleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. in: Biol. Centralbl. V. 18.

Schaudinn, F. (1894): Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. in: Biol. Centralbl. V. 14.

— (1895a): Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 59.

— (1895b): Über den Dimorphismus der Foraminiferen. in: Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin Jahrg. 1895.

— (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. V. 13.

— (1902): Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. Bacillus bütschlii n. sp. in: Arch. f. Protistenk. V. 1.

— (1903a): Idem. II. Bacillus sporonema n. sp. in: Arch. f. Protistenk. V. 2.

— (1903b): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte V. 19.

— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. ibid. V. 20.

— (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. in: Verh. d. deutsch. zool. Ges. Breslau 1905.

Scheel, C. (1899): Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. in: Festschrift für C. v. Kupffer. Jena 1899.

Schmidt, O. (1846): Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Naiden. in: J. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Jahrg. 1846.

Schneider, Aimé (1885): Sur l'Anoplophrya circulans. in: Compt. rend. Acad. Sc. Paris V. 100.

— (1886): Tablettes zoologiques. V. 1. Poitiers 1885/86.

Schneider, K. C. (1905): Plasmastruktur und Bewegung bei Protozoen und Pflanzenzellen. in: Arb. a. d. Zool. Inst. Wien V. 16.

Schouteden, H. (1905): Längsteilung bei Opalina ranarum. in: Zool. Anz. V. 28.

Schultze, M. (1851): Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswald 1851.

Siebold, C. Th. v. (1848): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin 1848.

Siedlecki, M. (1898): Etude cytologique et cycle evolutif de la coccidie de la seiche. in: Ann. d. l'Inst. Pasteur Jahrg. 1898.

— (1902): L'Herpetophrya antoma n. g. n. sp., infusoire parasite des Polymnies. in: Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie Jahrg. 1902.

Stein, F. (1854): Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig 1854.

— (1860): Die Einteilung der holotrichen Infusionstiere. in: Sitz.-Ber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. Prag Jahrg. 1860.

— (1861 a): Über ein neues parasitisches Infusionstier aus dem Darmkanal von Paludinen und über die mit demselben zunächst verwandten Infusorienformen. ibid. Jahrg. 1861.

— (1861 b): Über ein von ihm im Darmkanal von Regenwürmern aufgefundenes neues Infusionstierchen. ibid. Jahrg. 1861.

— (1867): Der Organismus der Infusionstiere. Bd. II. Leipzig 1867.

Stempell, W. (1905): Vegetatives Leben und Geschlechtsakt. in: Mitteil. d. naturw. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen V. 36.

Stokes, A. C. (1884): Notices of some new parasitic Infusoria. in: Americ. Naturalist V. 18.

Tönniges, C. (1898): Die feineren Bauverhältnisse von Opalina ranarum. in: Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg Jahrg. 1898.

— (1899): Nachtrag zu den Untersuchungen über die feineren Bauverhältnisse von Opalina ranarum. ibid. Jahrg. 1899.

Unger, F. (1843): Die Pflanze im Momente der Tierwerdung. Wien 1843.

Vejdowsky, F. (1879): Monograqhie der Enchytraeiden. Prag 1879.

Venziani, A. (1904): Über die physiologische Einwirkung des Radiums auf die Opalina ranarum. in: Centralbl. f. Physiol. V. 18.

Warpaschowsky, N. (1886): Eine neue Form von Opalina (spiculata n. sp.). in: Bull. Acad. impér. St. Pétersbourg V. 30.

Zeller, E. (1877): Untersuchungen über die Fortpflanzung und die Entwicklung der in unseren Batrachiern schmarotzenden Opalinen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 29.

Ziegler, H. E. (1904): Das zoologische System im Unterricht. in: Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. Tübingen 1904.

Zuelzer, M. (1904): Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. in: Arch. f. Protistenk. V. 4.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Schema des Zeugungskreises von *Opalina ranarum*.

Fig. A—D = Agamogene (multiplikative) Fortpflanzung im Sommer, Herbst und Winter.

Fig. 1—18 = Gamogene (propagatorische) Fortpflanzung im Frühjahr.

Fig. 1—8 im Frosch.

Fig. 9 im Wasser.

Fig. 10—18 in der Froschlarve.

Fig. 1. Indifferentes Individnnm als Ansgangspunkt für beide Kreise.
Fig. 2—4. Zerfall in Gametocyten; Chromidien- nnd Sporetienbildnng.
Fig. 5—9. Bildnng nnd Reifung der Geschlechtskerne.
Fig. 10—13. Isogametenbildung.
Fig. 14—16. Copnlation und Bildnng der Cystozygote.
Fig. 17 u. 18. Agamonten der ersten metagametischen Generation.

Tafel II.

(Alle Fignren sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe entworfen. Alle Figuren dieser Tafel beziehen sich anf *O. ranarum.*)

Fig. 1. Teil eines indifferenten Individnums (Agamonten), entsprechend Taf. XVII Fig. A (1). Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 2. Ganzes Tier. Chromidienbildnng, vom stnmpfen Pol gegen den spitzen fortschreitend. Leitz, Obj. 7, Oc. 0.

Fig. 3a—d. Phasen der Caryokinese der Agamontenkerne. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 3e. Spirem derselben Kerne. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 4a—l. Bildung nnd Ausstoßnng der Chromidien. *m* u. *n* Pigmentbildnng in den Chromidien (im engeren Sinne). Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 5. Teil eines Individiunms mit vergrößerten „scheibenförmigen Körperchen". Dazwischen ein Kern in Chromidienbildnng nnd ein Reservekern (Spirem). Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 6. Teil eines Tieres mit fein verteilten Sporetien. Dieselbe Vergr.

Fig. 7. Teil eines Tieres mit in Alveolen („Plasmakugeln") eingelagerten Sporetien. Dieselbe Vergr.

Fig. 8. „Plasmakngeln" mit eingelagerten Sporetien. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 9. Teil eines Individnums mit Agamonten-(Reserve-)Kernen und sich bildenden Geschlechtskernen. Zeiss, Apocbr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 10. Teil eines Tieres mit neugebildeten Geschlechtskernen nnd Reservekernen; dazwischen leer gebliebene Plasmakngeln. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 11a—e. Unreife Geschlechtskerne mit Chromatinkappen. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 12a—c. Teilung der unreifen Geschlechtskerne. Dieselbe Vergr.

Fig. 13. Gametocyt. Erste Reifeteilung der Geschlechtskerne. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 14. Gametocyt nach der ersten Reifeteilnng. Dieselbe Vergr.

Fig. 15a—c. Neugebildete Cysten aus dem Froschdarm mit noch unreifen Kernen. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 16. Ebensolche Cyste, nach dem Leben. Dieselbe Vergr.

Fig. 17. Zwei Kerne ans einer bereits ins Wasser entleerten Cyste. Abstoßnng des zweiten Reduktionskörpers. Dieselbe Vergr.

Fig. 18. Ebensolche Cyste nach der Abstoßnng des zweiten Reduktionskörpers. Dieselbe Vergr.

Fig. 19. Dasselbe Stadinm bei einer ausnahmsweise einkernigen Infektionscyste. Dieselbe Vergr.

Fig. 20. Reife Infektionscyste. Dieselbe Vergr.


18
17
16
D
15
14
13
12
11
10



Fischer,





Fig. 25 Fig. 26



Fig. 27.

Fig. 39a. Fig. 39b.

Fig. 39 l.

Tafel III.

(Die Figuren beziehen sich teils auf *O. ranarum*, teils auf *O. dimidiata*. Sie sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe entworfen, mit Ausnahme der mit „Skizze nach dem Leben" bezeichneten; diese sind ohne Zeichenapparat, schätzungsweise entsprechend der Vergrößerung von Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6 gezeichnet. Diese Vergrößerung ist auch für alle anderen Figuren gebraucht, nur bei Fig. 41 und 45 kam Comp. Oc. 8 zur Verwendung.)

Fig. 21. *Op. ran.* Reife Cyste aus dem Kaulquappendarm; die Kerne beginnen sich zu Befruchtungsspindeln umzuformen.

Fig. 22. *Op. ran.* Unreife Cyste im Begriff auszuschlüpfen.

Fig. 23a u. b. *Op. dim.* Zwei Stadien des Ausschlüpfens einer Infektionscyste, b etwa 10 Minuten nach a. Skizze nach dem Leben.

Fig. 24. *Op. dim.* Frisch ausgeschlüpfter Gametocyt.

Fig. 25. *Op. ran.* Frisch ausgeschlüpfter Gametocyt.

Fig. 26. *Op. ran.* Unreif ausgeschlüpfter Gametocyt vor der Ausstoßung des zweiten Reduktionskörpers.

Fig. 27. *Op. ran.* Unreif ausgeschlüpfter Gametocyt nach der Ausstoßung des zweiten Reduktionskörpers.

Fig. 28. *Op. dim.* Gametocyt in Querteilung. Skizze nach dem Leben.

Fig. 29. *Op. ran.* Gametocyt in Querteilung.

Fig. 30. *Op. dim.* Gametocyt in Querteilung.

Fig. 31. *Op. ran.* Gametocyt vor der letzten Längsteilung.

Fig. 32a—d. *Op. dim.* Letzte Längsteilung eines Gametocyten zu Gameten. Skizzen nach dem Leben.

Fig. 33. *Op. dim.* Vermutlich dreikerniger Gametocyt in Längsteilung; das zweikernige Teilstück beginnt verfrüht schon seine nächste Längsteilung. Skizze nach dem Leben.

Fig. 34. *Op. dim.* Dreikerniger Gametocyt in Längsteilung.

Fig. 35. *Op. dim.* Zweikerniger Gametocyt in Längsteilung.

Fig. 36. *Op. dim.* Gamet. Essigsäurepräparat.

Fig. 37. *Op. dim.* Gamet.

Fig. 38. *Op. ran.* Gamet.

Fig. 39. *Op. dim.* Copulation der Gameten. a, b, d innerhalb $^3/_4$ Stunden nach demselben Exemplar gezeichnet, c nach einem anderen Exemplar. Skizzen nach dem Leben.

Fig. 40. *Op. dim.* Gametencopulation.

Fig. 41. *Op. dim.* Zygote; Kerne im Begriff zu verschmelzen.

Fig. 42. *Op. dim.* Birnförmige Zygote mit Befruchtungsspindeln. Nach dem Leben.

Fig. 43. *Op. dim.* Cystozygote mit Befruchtungsspindeln. Nach dem Leben. (Die äußere Cystenhülle erschien erst nach Essigsäurezusatz.)

Fig. 44. *Op. dim.* Cystozygote mit Syncaryon.

Fig. 45. *Op. dim.* Frisch ausgeschlüpfter, noch einkerniger Agamont der ersten metagametischen Generation. Essigsäurepräparat.

Fig. 46. *Op. dim.* Ebensolcher Agamont. Eisenalaun-Hämatoxylin.

Fig. 47. *Op. dim.* Ebensolcher Agamont.

Fig. 48. *Op. dim.* Ebensolcher Agamont; erste Teilspindel. Eisenalaun-Hämatoxylin.

Fig. 49. *Op. dim.* Ebensolcher Agamont; erste Teilspindel mit noch erkennbarem Material für die künftige Chromidienbildung. (?)

Fig. 50. *Op. dim.* Agamont, bereits zweikernig, gleichfalls mit noch erkennbarem Chromidienmaterial in den Kernen. (?)

Fig. 51. *Op. dim.* Agamont in lebhafter Kernvermehrung. Essigsäurepräparat.

Fig. 52. *Op. ran.* Junger Agamont. 48 Stunden nach der Infektion.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen.

Von
Methodi Popoff.

(Hierzu Tafel IV und 5 Textfiguren.)

Die ersten genanen Untersnchnngen über den Lebenscyklus der einzelligen Organismen rühren von Maupas her. An sorgfältig geführten Ciliaten-Kulturen (darunter anch solche von *Stylonychia mytilus*) hat dieser ansgezeichnete Forscher den Beweis erbracht, daß der normale Abschluß einer Zncht von Infusorien die „dégénérescence sénile" ist. Mit diesem Worte hat er jenen Zustand der Tiere bezeichnet, welcher nach einer, je nach den Arten verschieden großen Zahl von agamen Generationen eintritt und in der vollständigen Störung der Lebensfunktionen seinen Ausdrnck findet. Als anatomische Konseqnenz der „dégénérescence sénile" hat Maupas eine Veränderung im Kernapparat beobachtet: der Macronnclens vergrößert sich, die Micronnclei vermehren sich über das Maß oder schwinden vollständig.

Die späteren Untersuchungen Hertwig's, Calkins, Woodruff's usw. haben gezeigt, daß der Verlauf einer Protozoenkultnr nicht ganz so einfach ist, wie ihn der französische Forscher darstellte. Diese Untersuchungen haben ergeben, daß nach Perioden starker Vermehrnng Zeiten eintreten, in welchen die Teilungsfähigkeit der Tiere herabgesetzt, ja sogar vollkommen unterdrückt wird. In diesem Zustand, den Calkins mit dem passenden Worte „Depressionszustand"

bezeichnete, nehmen die Tiere keine Nahrung in sich auf, bleiben unbeweglich am Boden des Kulturgefäßes sitzen, um nach einem oder mehreren Tagen wieder in die lebhafteste Teilung einzutreten. Diese immer häufiger eintretenden und tiefer werdenden Depressionen führen schließlich zur vollständigen Erschöpfung der Kultur, — zu der „dégénérescence sénile“ (Maupas), oder, wenn wir den Ausdruck Hertwig's anwenden wollen, zu der „physiologischen Degeneration“ der Tiere.

Durch Beobachtungen an ausgedehnten Actinosphaerienkulturen und an vielen Infusorienkulturen (*Dileptus, Didinium, Paramaecium*) gestützt, sieht Hertwig die Ursache der Depressionen in der von Zeit zu Zeit erfolgenden übermäßigen Vergrößerung des Kernes. Calkins dagegen, dem wir Angaben über eine 23 Monate lang geführte Paramaecienkultur verdanken, bestritt zuerst die Beobachtungen Hertwig's an Depressionstieren und behauptete, daß die Ursache der Depression nicht anatomischer Natur, sondern rein physiologisch ist. In seiner letzten Arbeit über denselben Gegenstand gibt aber Calkins diese seine Behauptung zugunsten der Hertwig'schen Auffassung auf.

Um erstens für die theoretisch wichtige Frage nach den Ursachen der Depression neue Beobachtungen zu bringen, und zweitens die Resultate Maupas' über den Lebenscyklus von *Stylonychia mytilus* nachzuprüfen, wurde auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers Herrn Professor Dr. Richard Hertwig diese Untersuchung von mir vorgenommen.[1]) Ich erachte es daher als eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. R. Hertwig auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Am 1. April 1906 habe ich ein Exemplar (nicht exconjugiertes Tier) von *Stylonychia mytilus* aus den Kulturgläsern des zoologischen Instituts herausgenommen und in dicht schließenden Uhrschälchen weiter kultiviert. Als Nahrung wurde *Colpidium* benutzt.[2]) Die

[1]) Diese Beobachtungen machte ich gelegentlich meiner experimentellen Untersuchungen über das Verhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße bei der Teilung von *Stylonychia mytilus* bei verschiedenen Temperaturen. Genaueres über die in dieser Richtung gewonnenen Resultate werde ich demnächst mitteilen.

[2]) Dieses holotriche Infusor ist leicht immer in großen Mengen zu haben, indem man Blätter von Kopfsalat in ein größeres Glas mit Wasser bringt. Dieselben müssen gut gewaschen sein, um die anhaftenden Cysten möglichst zu entfernen. 2 oder 3 Tage später, nachdem eine schwache Fäulnis in dem Glase sich entwickelt hat, bringt man einige Colpidien in die Kultur hinein. Dies genügt,

Kultur habe ich bei Zimmertemperatur, welche während der ganzen Zeit (1. April bis 16. Juli 1906) zwischen ca. 17°—19° C schwankte, fortgeführt. Unter diesen Temperatur- und Nahrungsverhältnissen vermehrte sich die Kultur sehr stark. Da meine Zeit bis zum 12. April nicht ausreichte, um ganz exakte Zählkulturen zu führen, habe ich mich in diesen ersten 12 Tagen damit begnügt, die Kultur bloß von Zeit zu Zeit zu reduzieren. Um dabei die Teilungsrate bestimmen zu können, habe ich jede 5 Tage einzelne Tiere aus der Kultur herausgenommen und weiter isoliert kultiviert. Es ergaben sich $1^1/_2$ Teilungen in 24 Stunden. Bis zum 12. April teilte sich die Kultur ganz regelmäßig, ohne irgend welche Besonderheiten zu zeigen, an welchem Tage ein Tier von der Kultur isoliert und weiter kultiviert wurde. Diese neue Kultur bezeichne ich als „Zählkultur A". Außerdem habe ich noch zwei Zählkulturen: „Zählkultur B" und „Zählkultur C" und die Anfangskultur (1. April) als „Hauptzimmerkultur" weiter fortgeführt. In der nun folgenden Beschreibung werde ich ausführlicher über die Zählkultur A berichten. Am Schluß dieses Berichts werden einige Bemerkungen über den Verlauf der anderen Kulturen Platz finden.

Zählkultur A.

Nachdem die Zahl der Tiere auf 10 gestiegen ist, habe ich jeden weiteren Tag die Kultur immer auf 10 Tiere reduziert. Auf diese Weise konnten mir keine eingetretenen Veränderungen in dem Zustand der Tiere entgehen. Nach dem genau für jeden Tag geführten Protokoll, das ich hier im knappen Auszug wiedergebe, habe ich die Lebenskurve (Textfig. 1) von *Stylonychia mytilus* hergestellt.

---

daß nach weiteren 3—4 Tagen die Kultur von Colpidien wimmelt. Man muß immer darauf achten, daß die Fäulnis in der Kultur sich nicht zu sehr entwickelt, da die Stylonychien eine solche Nahrung nicht vertragen. Man gießt am besten jede 2 Tage die Hälfte von dem Wasser der Futterkultur ab, füllt frisches Brunnenwasser nach und bringt wieder dazu einige frische Salatblätter. Die den Stylonychien zugeführte Nahrung muß in kleinen Portionen sorgfältig mit einer starken Lupe durchmustert werden, damit man versichert ist, daß keine anderen Infusorien sich darin befinden. Wird zufällig die Futterkultur durch Oxytrichen oder andere Rauhinfusorien verunreinigt, so ist sie nicht mehr brauchbar. Das Wasser und die Nahrung der Stylonychienkultur muß unbedingt jeden Tag gründlich gewechselt werden.

Datum	Zahl der Tiere / Reduziert auf	Zahl der Teilungen	Bemerkungen
April 1.	Die am 1. April 1906 mit einem Tier angelegte Kultur („Hauptzimmerkultur") teilte sich bei starker Ernährung und bei einer Temperatur von 17° C bis zum 12. April 1906, ohne irgend welche Besonderheiten zu zeigen, ca. $1^1/_2$ mal in 24 Stunden.		
12.	1		An diesem Tage wurde ein Tier von dieser Kultur herausgenommen und weiter kultiviert.
13.	4/4	2	
14.	12/10	1·5	
15.	24/10	1·2	
16.	30/10	1·5	
17.	28/10	1·4	
18.	35/1	1·25	
19.	4/4	2	
20.	14/10	1·8	
21.	27/10	1·35	
22.	32/10	1·6	
23.	35/1	1·75	
24.	3/3	1·5	
25.	7/7	1·17	
26.	17/10	1·2	
27.	17/10	0·7	
28.	21/10	1·05	
29.	21/10	1·05	
30.	32/10	1·6	
Mai 1.	18/10	0·8	Depression. — Alle Tiere haben sich wieder erholt.
2.	11/10	0·1	
3.	15/10	0·5	
4.	18/10	0·8	
5.	21/10	1·05	
6.	27/10	1·35	
7.	22/10	1·1	
8.	19/10	0·9	
9.	21/10	1·05	
10.	20/10	1	
11.	25/10	1·25	
12.	19/10	0·9	
13.	34/10	1·7	
14.	34/10	1·7	
15.	36/10	1·8	
16.	33/10	1·65	
17.	22/10	1·1	
18.	20/10	1	
19.	19/10	0·9	
20.	22/10	1·1	
21.	32/10	1·6	
22.	29/10	1·45	
23.	16/10	0·6	
24.	18/10	0·8	
25.	19/10	0·9	
26.	22/10	1·1	
27.	28/10	1·4	
28.	21/10	1·05	
29.	13/10	0·3	Depression mit Neigung zur Conjugation.
30.	12/10	0.2	
31.	13/6	0·3	


C
2
1½
1
½
Teilungen
Keine Teilung
½ von der Kultur ausgestorben
Die ganze Kultur ausgestorben
A
12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 1 2 3 4
April
Mai

Datum	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen	Bemerkungen
Juni 1.	6	4	0	
2.	7	7	0·7	
3.	17	10	1·2	
4.	26	10	1·3	
5.	27	10	1·35	
6.	30	10	1·5	
7.	31	10	1·55	
8.	34	10	1·7	
9.	23	10	1·15	
10.	23	10	1·15	
11.	13	8	0·3	
12.	8	4	0	Depression mit starker Neigung zur Encystierung. 6 Tiere haben sich encystiert.
13.	12	10	1·5	
14.	11	11	0·1	
15.	6	5	0·1	
16.	8	7	0·6	
17.	18	10	1·2	
18.	21	10	1·05	
19.	38	10	1.9	
20.	33	10	1·65	
21.	26	10	1·3	
22.	33	10	1·65	
23.	31	10	1·55	
24.	38	10	1·9	
25.	45	10	2·12	
26.	51	10	2·3	
27.	33	10	1·65	
28.	32	10	1·6	
29.	35	10	1·75	
30.	10	7	0	Sehr tiefe Depression. Alle Tiere bis auf eins ausgestorben.
Juli 1.	1	1	0	
2.	1	1	0	
3.	1	1	0	
4.	5	4	2·25	
5.	16	5	2	
6.	25	10	2·25	
7.	21	10	1·05	
8.	35	10	1·75	
9.	36	10	1·8	Sehr tiefe Depression. Kein Tier konnte sich erholen. Dieser Teil des Protokolls ist aus Angaben der Hilfskulturen α und β, welche ich am 9. Juli von der Zahlkultur A abgezweigt habe, kombiniert. Näheres siehe im Text.
10.	9	9	0	
11.	9	9	0	
12.	10	5	0·1	
13.	10	10	1	
14.	5	5	0	
15.	5	5	0	
16.	Die Kultur ausgestorben.			

Auf der Abscisse *AB* (Textfig. 1) ist die Zeit in Abständen von je einem Tage vermerkt, auf der Ordinate *AC* ist die Teilungsintensität dargestellt. Bei genauer Durchsicht dieser Kurve ist zu bemerken, daß bis zum 2. Mai die Kultur nur kleine Schwankungen [1]) in der Teilung

[1]) Auf diesen eigenartigen rhythmischen Verlauf der Teilungen, welcher sich in jeder Infusorienkultur bemerkbar macht, will ich gleich von Anfang an hier kurz eingehen. Diese Schwankungen rühren davon her, daß nicht alle Tiere unter

gezeigt hat, die Teilungsrate ist aber durchschnittlich genommen ca. $1^1/_2$ mal in 24 Stunden geblieben. Am 1. Mai hat sich die Kultur nur 1 mal geteilt. Dies wäre an sich nichts Außergewöhnliches gewesen, wenn mir nicht aufgefallen wäre. daß die Tiere nicht besonders stark ausgewachsen waren. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß dieselben nur spärliche Nahrung in sich aufgenommen haben. Bei manchen Tieren konnte ich kleine Unregelmäßigkeiten am hinteren Ende des Körpers beobachten. In den Lebensbedingungen der Kultur waren gar keine Veränderungen eingetreten. In der Hilfskultur[1]) waren genau dieselben Erscheinungen zu beobachten. Am 2. Mai hatte sich in der Zählkultur bloß ein Tier geteilt. Vier Tiere von der Kultur waren von unregelmäßiger Körpergestalt. Bei denselben beobachtete ich eine Reduktion der Schwanzborsten. Die Tiere nahmen noch keine Nahrung in sich auf und führten träge Bewegungen am Boden des Gefäßes aus. Am 3. Mai fingen die Tiere von neuem zu fressen an und gewannen ihr normales Aussehen. Fünf von denselben haben sich geteilt; am 4. Mai nahm die Kultur ihren normalen Verlauf. Es ist klar, daß die Tiere eine schwache Depression durchgemacht haben, von welcher sich alle Tiere wieder erholen konnten.

In den darauf folgenden Tagen vermehrte sich die Kultur mit ihrer gewöhnlichen Teilungsgeschwindigkeit ganz normal weiter. Nur in der Zeit zwischen 13. und 16. Mai ist eine beträchtliche Erhöhung der Teilungsrate bemerkbar. Die Ursache dazu ist in der bis zu 22° C. gesteigerten Zimmertemperatur zu suchen. Diesem Teilungsaufschwung ist daher im gegebenen Falle keine besondere Bedeutnng beizumessen. Am 23. Mai hat sich eine kleine Abweichung in dem Gang der Kultur bemerkbar gemacht. Es haben sich bloß 6 Tiere geteilt. Auffallend war dabei, daß alle Tiere in der Kultur noch sehr klein waren. Die normale Körpergestalt war, mit einer

den gleichen Lebensbedingungen bezüglich der Nahrung stehen können und darum Verschiebungen in der Teilnngszeit der Tiere eintreten. Beim Zählen der Kultur, was gewöhnlich zwischen 8—9h morgens geschah, sind daher nebeneinander Tiere zu beobachten, welche kurz vor der Teilung stehen, und solche, welche sich eben geteilt haben. Es ist leicht einzusehen, daß unter solchen Umständen in der kurzen Zeit von 24 Stunden die Zahl der Tiere kleine Schwankungen zeigen wird. Einen Einfluß auf die Teilungsrate hatte auch die schwankende Zimmertemperatur. Die prägnanten Abweichungen in dieser Beziehung werde ich an der betreffenden Stelle erwähnen.

[1]) Von der reduzierenden Kultur wurden jeden Tag, je nachdem 5—10 Tiere gesondert und bis zum folgenden Tag für sich kultiviert. Dies geschah, um irgend welchen eintretenden Eventualitäten mit der Zählkultur vorbeugen zu können. Diese Kulturen nenne ich „Hilfskulturen“.

Ausnahme, beibehalten. Das betreffende Tier war von unregelmäßiger Körperform und war undurchsichtig geworden. Am anderen Tag nahm die Kultur ihr normales Aussehen an; alle Tiere waren ausgewachsen.

Nach dieser sehr schwachen Depression steigt die Teilungskurve bis zum 27. Mai allmählich mehr und mehr, um am 28. und 29. Mai sehr tief herabzusinken. An diesem letzten Tag haben sich bloß 3 Tiere von der ganzen Kultur geteilt. Alle Tiere in der Kultur bewahrten aber noch ihr ganz normales Aussehen. Auffällig war es, daß manche Tiere einige Zeit nebeneinander schwammen, ohne daß dieser Vorgang zur Conjugation führte. Am 30. Mai zeigte die Kultur ein ganz anderes Bild. Von den 10 Tieren, mit welchen die Kultur weiter geführt wurde, haben sich bloß 2 Tiere geteilt. Es wurden also im ganzen 12 Tiere. Zwei von diesen waren stark deformiert, die anderen 10 waren undurchsichtig und mit kleinen Unregelmäßigkeiten in der Konturierung des hinteren Körperendes. Die Schwanzborsten waren noch vorhanden. Am 31. Mai haben sich nur 3 Tiere geteilt. Von den 13 Tieren, welche sich jetzt in der Kultur befanden, waren 2 stark deformiert, 4 sehr klein und fast rund, die anderen trüb im Aussehen und sehr schwach beweglich. Von den 6 Tieren, mit welchen die Kultur weiter geführt wurde, waren am 1. Juni 2 ausgewachsen, 2 noch klein und 2 abgerundet, — es war keine Teilung eingetreten. Erst am 2. Juni hat sich die Kultur wieder einmal geteilt. Alle Tiere wurden wieder ganz normal und stark ausgewachsen. Von dieser länger als am 2. Mai dauernden Depression haben sich alle Tiere wieder erholen können. Die Kultur nahm in den folgenden Tagen bis zum 10. Juni ihren normalen Verlauf und zeigte eine rasch aufsteigende Teilungsintensität. Nach einer so starken Depression ist dieser Teilungsaufschwung und das starke Auswachsen der Tiere besonders auffallend. Am 9. Juni trat in der Kultur eine Neigung zur Encystierung ein. An diesem Tag haben sich 3 Tiere abgekugelt und encystiert, die übrigen waren sehr stark herangewachsen und von ganz normalem Aussehen. In genau solchem Zustand war auch die Hilfskultur; dort auch wurden neben den normalen, encystierte Tiere vorgefunden. Trotzdem ich für die weitere Führung der Kultur immer nur ganz normal aussehende Tiere nahm, traten bis zum 15. Juni immer einige neu encystierte und abgekugelte Tiere auf. Gleichzeitig damit trat auch ein starkes Herabsinken der Teilungsrate der Kultur ein. So z. B. haben sich am 11. Juni nur 3 Tiere geteilt. In der Kultur waren also 13 Tiere, 8 davon normal ausgewachsen und 5 encystiert. Am

12. Juni haben sich diese 8 Tiere nicht geteilt, vielmehr wurden 2 weitere encystiert gefunden. Von den 6 normal gebliebenen, nicht encystierten Tieren habe ich 4 getrennt und weiter kultiviert. Diese haben sich am 13. Juni $1^1/_2$ mal geteilt. Am 14. und 15. Juni trat zum letzten Male Encystierung in der Kultur ein.

Unter dem Mikroskop zeigten nicht alle abgerundeten Tiere eine ausgebildete Cystenmembran. In sehr vielen Fällen fehlte dieselbe gänzlich; diese Tiere starben nach ein paar Tagen ab. Über das Schicksal der Cysten mit normal ausgebildeter Cystenmembran kann ich nur sagen, daß die Zahl der Cysten von 14. bis zum 17. Juni die gleiche blieb. Das Auskriechen der Tiere aus den Cysten konnte ich direkt nicht beobachten, da dieselben nicht isoliert, sondern in dem Uhrschälchen mit der Zählkultur belassen wurden. Am 18. Juni waren von den 5 Cysten nur noch 2 übrig geblieben. Es ist anzunehmen, daß 3 von den Cysten ausgekrochen waren. Die anderen 2 Cysten habe ich abgetötet. Nach dieser mit sehr starker Neigung zur Encystierung begleiteten Depression nahm die Kultur am 16. Juni unter sehr lebhafter Vermehrung und starker Größenzunahme der Tiere ihren normalen Verlauf, mit den gewöhnlichen Schwankungen in der Teilungsrate. Diese lebhafte Vermehrung dauerte bis zum 29. Juni. Erwähnenswert ist, daß während dieser Zeit hier und da in der Kultur Tiere auftraten, welche nicht ganz normale Gestalt aufwiesen. Die hintere Körperhälfte war schmäler als gewöhnlich und das betreffende Körperende von nicht ganz regelmäßiger Kontur. Solche Tiere sahen durchsichtiger als die übrigen aus. Außer diesen Abweichungen war der Verlauf der Kultur ganz normal. Am 29. Juni zählte die Kultur 35 Tiere. Wie gewöhnlich wurden an diesem Tag 10 Tiere gesondert und weiter kultiviert. Am 30. Juni fand ich die Tiere ungeteilt und klein. Das Plasma derselben war undurchsichtiger geworden. Die Form des Körpers zeigte Unregelmäßigkeiten. Die Tiere lagen am Boden und führten nur noch träge Bewegungen aus. Nur ein Tier war noch ganz munter und von normalem Aussehen. Am 1. Juli war in der Zählkultur A nur noch ein stark deformiertes und kaum bewegliches Tier lebend. Alle übrigen Tiere sind ausgestorben. Am 2. Juni hat das einzig übrig gebliebene Tier von neuem Nahrung aufzunehmen angefangen. Das Tier sah normal aus, war aber noch sehr klein. Am 3. Juni fand ich das Tier stark herangewachsen, normal und in lebhafter Bewegung. Am 4. Juli zählte die Kultur 5 herangewachsene Tiere.[1])

[1]) Leider unterließ ich, genaue Messungen über die Größe der Tiere im Laufe der Kultur zu machen.

Hier möchte ich die Schilderung des weiteren Verlaufes der Kultur etwas unterbrechen und über das Schicksal der am 29. Juni von der Zählkultur A abgezweigten Hilfskultur berichten. Am 30. Juni war in der Hilfskultur keine Teilung eingetreten. Die Tiere befanden sich in genau demselben Zustand wie diejenigen von der Mutterkultur um dieselbe Zeit (siehe oben). Am 1. Juli zählte die Hilfskultur 8 deformierte und kleine Tiere. In allen war eine starke Reduktion der Schwanzborsten bemerkbar. Diese 8 Tiere sind am 2. Juli bis auf 1 ausgestorben. Dieses übrig gebliebene Tier nahm keine Nahrung auf und führte nur noch kaum merkliche Bewegungen aus. Am 3. Juli starb auch dieses Tier ab. Von den 35 Tieren, welche die Kultur A vor der Depression zählte, konnte sich also nur 1 Tier erholen. Die Kultur war gerettet und wurde weiter fortgeführt.

Nach dem 3. Juli trat eine Zeit sehr lebhafter Vermehrung ein (siehe die Lebenskurve, Textfig. 1). Die Tiere waren auffallend groß und das Plasma derselben war sehr vacuolenreich geworden. Besonders auffallend war eine große Vacuole in der Mitte des Körpers, welcher infolgedessen an dieser Stelle breiter als bei ganz normalen Tieren geworden war. Beim durchfallenden Lichte sah diese Vacuole grünlich aus. Die lebhafte Vermehrung der Kultur dauerte einschließlich bis zum 9. Juli. Die an diesem Tag getrennten 10 Tiere fand ich am 10. Juli nicht geteilt, gar nicht herangewachsen und von anormaler Körpergestalt. Die Tiere bewegten sich sehr träge und nahmen keine Nahrung auf. Am 11. Juli waren diese 10 Tiere infolge der tiefen Depression ausgestorben. Es blieben mir nur die Tiere der am 9. Juli von der Zählkultur abgezweigten Hilfskultur. Dieselbe zählte am 9. Juli 26 Tiere, welche am 10. Juli munterer und lebhafter als die Tiere der Zählkultur A geblieben waren. Die Tiere haben noch ihre normale Größe beibehalten, im Körper war aber nur spärliche Nahrung vorhanden. Das stark vacuolisierte Protoplasma mit der großen Vacuole in der Mitte des Körpers war besonders auffallend. Die Kultur hatte sich trotzdem schwach vermehrt. An demselben Tage (10. Juli) teilte ich diese Kultur in zwei weitere Kulturen: Kultur α und Kultur β, jede mit 10 Tieren. Am 11. Juli fand ich die Tiere der Kultur α nicht vermehrt. Alle waren in starker Depression und sehr schwach beweglich. Die Kultur β machte einen etwas besseren Eindruck: Die Tiere, wenn auch sehr träge, bewegten sich noch. Am 12. Juli war von der Kultur α kein einziges Tier am Leben geblieben. In der Kultur β dagegen war eine Vermehrung der Tiere zu bemerken. Es

waren 23 kleine Tiere vorhanden. Ich teilte diese Kultur abermals in zwei Kulturen β^1 mit 5 Tieren und Kultur β^2 mit 18 Tieren. Am 13. Juli waren in der Kultur β^1 10 sehr kleine und träge bewegliche Tiere vorhanden. Die große bräunliche Vacuole in der Mitte des Körpers war bei allen Tieren vorhanden, was den sonst klein gebliebenen Tieren ein anormales Aussehen gab. Die Kultur β^2 enthielt 27 kleine Tiere; es war also eine schwache Vermehrung zu beobachten. Ich führte diese Kultur mit 15 Tieren weiter. Am 14. Juli war in den beiden Kulturen gar keine Vermehrung zu beobachten. Die Tiere führten nur noch sehr schwache Bewegungen am Boden des Gefäßes aus, nahmen gar keine Nahrung in sich auf und waren noch kleiner geworden. Der Körper war unregelmäßig konturiert. Am 15. Juli zeigten die Tiere nur noch sehr schwache Bewegungen und am 16. Juli sind die beiden Kulturen ausgestorben. Von dieser tiefen Depression konnte sich kein einziges Tier erholen.

Ähnliche Lebenskurven zeigten alle anderen Kulturen. Dort wechselten auch Perioden starker Vermehrung mit Depressionsperioden. Je nachdem die Kulturen von der vorher besprochenen Zählkultur A abgezweigt, oder mit ganz anderen Tieren angelegt wurden, wechselte die Zeit, in welcher die Depression bei denselben eintrat. Selbst in dem ersten Fall, d. i. wenn die Kultur von der Zählkultur A stammte, stellte sich eine ziemlich große Differenz in den Zeiten des Eintritts der Depression ein. So z. B. in einer Kultur (Zählkultur B), welche am 21. April von der Zählkultur A abgezweigt wurde, trat die Depression nicht am 2. Mai (vgl. die Lebenskurve, Textfig. 1), sondern erst am 5. dieses Monats, d. h. in einer Zeit, in welcher die Zählkultur A sich schon wieder in lebhafter Vermehrung befand. Ähnliche Abweichungen waren auch bei allen anderen Kulturen zu bemerken. Alles das spricht dafür, daß die Ursache der Depression nicht in dem zufälligen Wechsel der äußeren Existenzbedingungen, wie Qualität der Nahrung, des Wassers u. dgl. zu suchen ist, sondern daß diese Ursache in dem Organismus selbst liegt. Denn, würde ersteres der Fall sein, dann sollte die Depression, wenn man berücksichtigt, daß alle Tiere mit derselben Nahrung versehen wurden und unter denselben äußeren Bedingungen gestanden, in allen Kulturen immer gleichzeitig eintreten; dies war jedoch nicht der Fall.

Auf eine tiefer eingehende Beschreibung des Lebenslaufes aller dieser verschiedenen Kulturen werde ich mich hier nicht einlassen, da Wiederholungen dabei nicht zu vermeiden sein würden. Bemerken

möchte ich nur, daß in einer Kultur, welche von der Zählkultur A am 20. April abgezweigt wurde und immer mit ein paar hundert Tieren weiter geführt wurde, in der Zeit zwischen 28. und 30. Mai eine starke Neigung zur Conjugation eintrat, welche dadurch zum Ausdruck kam, daß die Tiere paarweise nebeneinander schwammen, um sich nachher wieder zu trennen. Ich konnte während dieser Zeit keine einzige richtige Copula beobachten. Auch in dieser Kultur, welche ganz genau parallelen Verlauf mit der Zählkultur A zeigte, trat die Neigung zur Conjugation in der Zeit auf, wo die Kultur einen Depressionszustand durchmachte. Wie dort, so auch hier haben sich die Tiere erholen können und die Kultur wurde weiter geführt. Dieselbe befand sich am 15. Juni in der lebhaftesten Vermehrung, in welcher Zeit die Zählkultur A dagegen sich in einen tiefen Depressionszustand, begleitet mit Neigung zur Encystierung befand. Erst zwischen 16. und 18. Juni trat in dieser Kultur Neigung zur Encystierung, welche bis zum 20. Juni dauerte. Von diesem Tag an nahm die Kultur von neuem ihren normalen Verlauf. Am 8. Juli, bis zu welcher Zeit die Tiere sich in sehr gutem Zustand befanden, wurde die Kultur eingestellt. Über den Verlauf der anderen Kulturen habe ich nichts Besonderes zu verzeichnen.

Anatomisches Bild.

Das ist der normale Verlauf einer Stylonychienkultur. Betrachten wir nun den Zustand der Zelle in den verschiedenen Momenten dieses Verlaufes. Für den letzteren Zweck habe ich immer sowohl in Zeiten der lebhaften Vermehrung, wie auch vor, während und nach jeder Depressionsperiode Tiere in Pikrinessigsäure abgetötet, mit Borax-Karmin gefärbt und in Nelkenöl aufbewahrt und untersucht. In den Perioden der normalen-lebhaften Vermehrung sind die Tiere von regelmäßiger Körpergestalt, messen ca. 320—360 μ und besitzen zwei ovale, verhältnismäßig kleine Kerne, von welchen jedem zwei Micronuclei anliegen. Es kommt manchmal vor, wie das der Fall bei dem in Fig. 1 dargestellten Tier ist, daß an dem einen Kern drei Micronuclei anliegen und eins an den anderen. Das sind Abweichungen, denen keine Bedeutung zukommt. Das Plasma ist gewöhnlich mit Nahrungsvacuolen überfüllt, in welchen Nahrung (Colpidien) in verschiedenem Grade des Zerfalls sich befindet, was für eine lebhafte Assimilationstätigkeit zeugt.

Ganz anders gestaltet sich das Bild bei Tieren, welche in Depressionsperioden abgetötet worden sind. Wenn wir die Fig. 2—11. welche alle nach solchen Tieren entworfen sind, flüchtig durchsehen. fällt gleich ins Auge, daß die Körpergröße der Tiere beträchtlich abgenommen hat. Niemals findet man Depressionstiere, welche die normale Größe aufweisen. Gewöhnlich schwankt dieselbe in beträchtlichem Maße (von 200—90 μ), wie das auch leicht aus den Abbildungen zu ersehen ist, welche alle bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind. Das Plasma der Depressionstiere ist gewöhnlich ganz frei von Nahrungsvacuolen, oder dieselben finden sich sehr spärlich. Das auffälligste bei solchen Präparaten ist aber die starke Vergrößerung der Macronuclei. Dieselben verlieren ihre regelmäßige ovale Form, werden gelappt, d. h. sie zeigen Ausbuchtungen und tiefe Einschnürungen. Das Maß der Kernvergrößerung steht in direktem Zusammenhang mit der Stärke der Depression. Am Anfang der Depression ist zu bemerken, daß die Kerne noch nicht so stark vergrößert sind und, daß sie noch ihr kompaktes Aussehen erhalten haben. Hier und da merkt man nur, daß im Innern derselben kleine Vacuolen vorhanden sind (Fig. 2). Die Zahl der Micronuclei bleibt noch normal. Je tiefer die Depression wird, desto mehr vergrößern sich die Kerne, und durch die Mittelphasen Fig. 3—6 kommen wir schließlich zu Formen, bei welchen die Macronuclei geradezu riesenhafte Dimensionen annehmen (Fig. 7—8). In solchen Fällen wird der Kern bandförmig, zeigt unregelmäßige Verdickungen und schlängelt sich nach verschiedenen Richtungen. Mit der allmählichen Zunahme des Kernes ist eine Vermehrung der Vacuolen in demselben zu bemerken, welche manchmal, wie das z. B. in der Fig. 7 abgebildet ist, den ganzen Kern durchsetzen. Diese Vacuolen sind klein, ihre Zahl, wenn man von den extremen Fällen der Fig. 7 absieht, gewöhnlich im Verhältnis zu der Kerngröße nicht bedeutend, so daß die Kernvergrößerung nicht allein eine Folge der Vacuolisierung des Kernes ist, sondern vielmehr auf einer übermäßigen Anhäufung von Chromatinsubstanz beruht. Für den letzteren Fall spricht auch der Umstand, daß der Kern jetzt genau so tief färbbar ist wie zuvor.

Nachdem die Kerne eine beträchtliche Größe erreicht haben, beginnt die Zerstückelung derselben in kleinere Partien. Das geschieht, indem der Kern sich an manchen Stellen mehr und mehr verdünnt und schließlich abschnürt (Fig. 3, 4, 5, 8, 10). Dieser Prozeß ist in allen seinen Mittelstadien ganz genau zu verfolgen. Das enorme Wachstum der Kerne und ihre Zerstückelung findet man mitten in den tiefsten Depressionen. Am Ende der Depressions-

periode werden die Kerne wieder kleiner und bis zu der vollständigen Wiederherstellung der normalen Verhältnisse zwischen Kern- und Körpergröße wiederholen sich in umgekehrter Reihe die Prozesse, welche anfänglich zu der Vergrößerung der Kerne geführt haben. Es ist in der Tat gar kein Unterschied in bezug auf die Kernverhältnisse zwischen einem Tier, welches sich am Anfang der Depression befindet und einem solchen, welches am Ende derselben steht. Es muß also notwendigerweise eine Resorption der Kernsubstanz stattgefunden haben. Die Zerstückelung der Kerne kann man als einen Vorgang, welcher in manchen Fällen zu dem leichteren Zustandekommen dieses Resorptionsprozesses beiträgt, auffassen. Zu dieser Annahme zwingen mich insbesondere Beobachtungen, die ich an Paramaecien gemacht und welche ich später besprechen werde.

Hand in Hand mit der abnormen Vergrößerung der Macronuclei geht die Vermehrung der Micronuclei vor sich. Die letzteren behalten trotz des anormalen Zustandes der Zelle ihre Teilungsfähigkeit, ja es scheint sogar, daß dieser abnorme Zustand unbedingt notwendig ist, damit die Micronuclei in Funktion treten können. Es ist gar nicht selten, daß man sehr kleine Tiere mit enorm großen Kernen findet, in welchen die Micronuclei in Teilung begriffen sind (Fig. 9). Auf diese Weise erklärt sich der Umstand, daß in Tieren mit sehr vergrößerten Macronuclei immer auch eine vermehrte Zahl von Micronuclei zu finden ist. Depressionstiere mit 5 (Fig. 10), 6 (Fig. 6), 7 (Fig. 7, 8) und 8 Micronuclei sind gewöhnliche Erscheinungen. Eine höhere Zahl Micronuclei als 8 habe ich in meinen Präparaten nicht beobachten können.

Die hier erwähnte Abhängigkeit zwischen Teilung der Micronuclei und Kernvergrößerung ist besonders prägnant bei der Conjugation der Infusorien zu beobachten. Das veranlaßte mich nachzusehen, ob nicht in der Tat ein tiefer Parallelismus zwischen den Prozessen, welche zur Depression und denen, welche zur Conjugation führen, existiert. Das wollte ich deswegen schon prüfen, da ich Gelegenheit hatte zu beobachten, daß während einer tiefen Depression der Zählkultur A und der Hauptzimmerkultur eine Neigung zur Conjugation eintrat. Die auf die Kernverhältnisse untersuchten Tiere dieser zwei Kulturen zeigten die typische Vergrößerung der Kerne der Depressionstiere. Da bei meinen Kulturen keine Conjugation eintrat, konnte ich am eigenen Material den Zustand der Kerne von conjugierenden Stylonychien nicht untersuchen. Es wurde mir in dieser Beziehung in liebenswürdigster Weise von Fräulein K. Mayer, stud. zool., geholfen. Eine ihrer Stylonychienkulturen,

welche mit mehreren Ausgangstieren angefangen wurde, schloß mit Conjugation ab. Das mir zur Verfügung gestellte Material zeigte: 1. eine Abnahme der Körpergröße, wie das bei allen in Depression sich befindenden Tiere der Fall ist; 2. die Kerne aller Tiere, sowohl der noch nicbt conjugierten (Fig. 11), wie aucb deren, welcbe am Anfang der Conjugation sich befinden (Fig. 12, 13), waren typische Depressionskerne; diese sind alle abnorm vergrößert und gelappt. Sehr oft sind auch vergrößerte Kerne (bei nicht conjugierten Tieren) zu sehen, bei welchen eine beginnende Zerstückelung zu beobachten ist. Alle diese Prozesse bilden ein vollkommenes Gegenstück zu denjenigen der Depressionstiere von meinen Kulturen. Die Übereinstimmung ist so groß, daß es gar nicht möglich war, die Depressionstiere von meinen Kulturen von den sich in Conjugation befindenden Tieren des Frl. Mayer zu unterscheiden.

Beobachtungen an *Paramaecium caudatum.*

Das Material von *Paramaecium caudatum* stammte aus einer Nahrungskultur mit *Stentor coeruleus*, die ich zum Füttern von *Dileptus*-Zählkulturen [1]) brauchte. Die Futterkultur befand sich in einem großen cylindrischen Glas. Es wurde immer gesorgt, daß eine reichliche Bacteriennahrung in demselben vorhanden war.[2]) Bei solchen Existenzbedingungen hat sich außerdem in der Kultur eine unzählige Menge von Paramaecien entwickelt. Von dieser Kultur habe ich nach 1 Monat zwei weitere Futterkulturen mit *Stentor coeruleus* angelegt. Die Paramaecien sind in diesen Kulturen auch mit hineingekommen. Diese neuen Kulturen wurden in derselben Weise immer reichlich gefüttert.

Am 7. Juni war zu bemerken, daß die Bewegungen der Paramaecien träge wurden, und daß die Tiere sich am Rande des Glases in großen Mengen sammelten. Das veranlaßte eine genaue Kontrolle des Zustandes der Tiere in den anderen zwei Gläsern. Dort waren dieselben Erscheinungen zu beobachten. Um die Ursache dieses Verhaltens der Tiere besser prüfen zu können, habe ich Material von allen drei Kulturen mit Pikrinessigsäure abgetötet, mit Borax-Karmin

[1]) Über die in dieser Richtung gewonnenen Resultate werde ich gelegentlich meiner Arbeit über *Frontonia* berichten.

[2]) Dies wurde erreicht, indem jede 2—3 Tage frische Salatblätter in die Kultur hineingetan wurden. Durch das Faulen der Salatblätter entwickelten sich kolossale Mengen von Bacterien

gefärbt und in Nelkenöl aufbewahrt und untersucht. Dasselbe habe ich jeden folgenden Tag, bis zum 15. Juni regelmäßig vorgenommen.

Das genaue Nachprüfen der Präparate zeigte, daß die Körpergröße der Tiere abgenommen hatte, der Kern dagegen, wie deutlich aus den Fig. 15—19 zu ersehen ist, war enorm vergrößert. (Zum Vergleich habe ich ein normales Paramaecium in Fig. 14 abgebildet.) Durch ungleichmäßiges Wachstum nach den verschiedenen Richtungen war die ovale Kernform in unregelmäßige übergegangen und zeigte verschieden tiefe Einschnürungen und Lappungen. Das Wachstum des Kernes war am stärksten in der Richtung der Körperlängsachse, wodurch der Kern eine länglich-plumpe Form annahm. Nur selten waren in dem Kern kleine Vacuolen zu beobachten. Manchmal waren kleine achromatische Partien in demselben bemerkbar (Fig. 17). Mit der Borax-Karminfärbung bewahrte der Kern das kompakte Aussehen der Kerne ganz normaler Tiere. Die Kernvergrößerung war infolgedessen an eine übermäßige Bildung von Chromatinsubstanz gebunden.

An den stark vergrößerten Kernen waren folgende Prozesse zu beobachten. Hier und da war zu bemerken, daß die Kernmembran an manchen Stellen aufgelöst war (Fig. 15) und daß von dort aus eine Ausstoßung von Chromatin stattfand. Diese Chromatinausstoßung ist an manchen Präparaten besonders reichlich. Das ins Plasma gelangte Chromatin wird allmählich resorbiert. Diese Prozesse bilden ein vollkommenes Gegenstück zu den Vorgängen, welche R. Hertwig bei den in abnormen Zustand geratenen Actinosphaerien beobachtet hat. An diesen Tieren hat er gefunden, daß infolge andauernder Überernährung eine starke Kernvergrößerung und Kernvermehrung mit darauffolgender lebhafter Chromatinausstoßung stattfindet. In manchen Fällen erfolgt statt der direkten Chromatinausstoßung eine Trennung ganzer Kernteile (Fig. 17, 18), welche später im Plasma aufgelöst werden. Verschiedene Mittelstufen dieser Auflösung des Chromatins sind in den Präparaten leicht zu finden. Durch diesen letzten Prozeß auch, den ich bei *Stylonychia* schon früher erwähnt habe, findet eine Verminderung der Kernsubstanz statt.

Genau solche enorme Kernvergrößerung, Chromatinausstoßung und Kernzerstückelung konnte Wl. Kasanzeff bei seinen Versuchen an hungernden Paramaecien beobachten.

Alle die beschriebenen Vorgänge lassen keinen Zweifel, daß die Paramaecien meiner Kulturen sich in einem starken Depressionszustand befanden, dessen Ursache nach den früher erwähnten Nahrungsverhältnissen der Kultur in einer andauernden übermäßigen

Ernährung zu suchen ist. Ich war daher in Spannung über den weiteren Verlauf dieses Vorgangs, welcher ja eine Parallele zu meinen Experimenten mit *Stylonychia* bildete.

Während den ersten Tagen der Depression traten in der Kultur nur vereinzelte Conjugationen ein. Am 12. und 13. Juni aber wurde die Zahl derselben erheblich größer. Gegen 15.—16. Juni war die Depression vorüber, es war aber zu bemerken, daß die Zahl der überlebenden Tiere im Verhältnis zu den früher vorhandenen geringer war. An dieser starken Depression sind viele Tiere zugrunde gegangen und viele fanden ihre Zuflucht in der Conjugation.

Die bei *Stylonychia* gemachte Beobachtung, daß die Neigung zur Conjugation während Depressionsperioden eintritt, konnte an *Paramaecium* bestätigt werden. Die Kerne der Depressions- und der Conjugationstiere waren hier auch gar nicht voneinander zu unterscheiden. In den beiden Fällen waren enorm vergrößerte Kerne von unregelmäßiger Gestalt zu beobachten. Eine besonders starke Vermehrung der Micronuclei bei den Depressionsparamaecien konnte ich nicht beobachten. Wenn auch selten, habe ich doch Depressionstiere gesehen, deren Micronucleus in Teilung (Fig. 15) war und solche, welche schon zwei Micronuclei besaßen. Eine Vermehrung der Micronuclei konnte auch Wl. Kasanzeff an die durch Hunger in Depression versetzten Paramaecien beobachten. Bei *Paramaecium* auch wie bei *Stylonychia* steht also die Teilung der Micronuclei im Zusammenhang mit der abnormen Vergrößerung des Macronucleus.

Als Anhang zu dieser Beschreibung will ich die über dasselbe Thema vorhandenen Literaturangaben kurz erwähnen.

Die in der Mitte der 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts von Maupas angestellten Versuche über den Lebenscyklus verschiedener Infusorien, darunter auch *Stylonychia mytilus*, haben ergeben, daß die Lebenskurve der Infusorien eine gleichmäßig verlaufende Linie darstellen soll. Erst am Schluß der Kultur sollen Zeichen einer „dégénérescence sénile“ der Tiere eintreten, welche sich in einer abnormen Vergrößerung des Kernes, öfters auch in einer Vermehrung der Micronuclei über die Norm kundgibt. In diesem Zustand beobachtet Maupas die Conjugationsepidemien. Bei diesem letzten Vorgang hat er weiter die Beobachtung gemacht, daß der Conjugationstrieb in Kulturen, welche von einem einzigen Tier stammen, zu keinen richtigen Copulae führt. Sollten ausnahmsweise Copulae entstehen, sind die exconjugierten Tiere nicht imstande, lebensfähige

Generationen für längere Zeit zu erzeugen. Eine ausgiebige Conjugation hat MAUPAS erzielen können, wenn er Tiere von verschiedenen Kulturen, welche sich in „dégénérescence sénile“ oder in Perioden näher an derselben befanden, miteinander mischte. Die conjugierenden Tiere zeichnen sich immer durch geringere Körperdimensionen aus.

Wie zu ersehen, ist MAUPAS in dieser Fülle richtiger Beobachtungen nur eines entgangen, d. i. die Feststellung früherer Depressionsperioden, welche für den Verlauf einer Protozoenkultur, wie vor allem die Untersuchungen HERTWIG's und CALKINS zeigten, so charakteristisch sind. Die Ursache dieser Depressionen liegt nach den Angaben der oben genannten zwei Forscher, wie auch nach den späteren Beobachtungen WOODRUFF's in einer übermäßigen Vergrößerung des Kernes. Diese Prozesse verlaufen somit in vollkommener Parallele mit denjenigen, welche MAUPAS bei der „dégénérescence sénile“ beobachtet hat. Graphisch läßt sich daher der Lebenslauf einer Protozoenkultur mit einer wellenförmigen Linie darstellen.

Kurz zusammengefaßt sind die gewonnenen Resultate folgende

1. Die von einem nicht exconjugierten Tier angelegte Kultur von *Stylonychia mytilus* zeigte vom 1. April bis zum 16. Juli 1906 einen Wechsel von Perioden starker Vermehrung mit solchen, in welchen die Lebensfunktionen: Nahrungsaufnahme, Assimilation, Teilung zum Stillstand kamen. Das sind die Depressionsperioden.

2. Bei den Depressionsperioden zeigten die Tiere: 1. eine beträchtliche Abnahme der Körpergröße, was öfters mit einer unregelmäßig werdenden Körperform und mit Reduktion der Schwanzborsten verbunden war; 2. ein trübes oder aber anormal helles Plasma; 3. die auffallendsten Veränderungen machte der Kernapparat durch: der Macronucleus nahm enorm an Größe zu, verlor seine regelmäßige Gestalt und wurde lappig. Bei der Vergrößerung des Macronucleus trat oft eine Vakuolisierung desselben auf. Er behielt aber seine starke Färbbarkeit mit Chromatinfarben, was darauf hinweist, daß die Vergrößerung Folge einer übermäßigen Chromatinanhäufung war. Bei *Paramaecium* war die Vacuolisierung des Macronucleus weniger auffallend.

3. Die Teilung der Micronuclei steht in sehr enger Beziehung zu der Vergrößerung des Macronucleus, daher kommt es auch, daß bei Depressionstieren fast immer eine vermehrte Zahl von Micronuclei vorhanden ist.

4. Der Lebenscyklus der Stylonychienkultnr läßt sich graphisch mit einer wellenförmigen Linie darstellen.

5. Zeigt diese Knrve, daß die Depressionsperioden im Lanf der Kultur immer tiefer und tiefer wurden (man vergleiche das gesetzmäßige Hinuntersinken der Depressionen von 2. Mai, 1. Juni, 15. Juni, 1.—3. Jnli bis zum 15. Jnli, Textfig. 1) und schließlich zur völligen Erschöpfung und Aussterben der Kultur führten.

6. Je tiefer die Depressionen wnrden, desto weniger Tiere konnten sich von neuem erholen.

7. Bei der Erholung wiederholten sich in umgekehrter Reihe die Prozesse, welche zur Depression führten. Ein Teil vom Kern wird allmählich resorbiert. Dieser letzte Prozeß wird erleichtert durch Zerstückelung des Kernes (*Stylonychia*, *Paramaecium*), oder aber durch direkte Chromatinausstoßung von demselben in das umgebende Plasma (*Paramaecium*).

8. Nach Perioden tiefer Depression war sehr oft eine erhöhte Teilungsfähigkeit der Kultur zu beobachten, was besonders deutlich nach der Depression vom 1.—3. Juli hervortrat.

9. Der Trieb zur Conjugation trat nur während Perioden starker Depression ein. Die eben in Conjugation eingetretenen Tiere zeigten alle Merkmale der Depressionstiere: Aufhören der Ernährung, Abnahme der Körpergröße, abnormes Auswachsen der Macronuclei, Vermehrung der Micronnclei.

10. Bei meinen Stylonychienkulturen, welche von einem einzigen Tier seinen Ausgang nahmen, führte der Conjugationstrieb nicht zur Bildung echter Copulae. Bei der Stylonychienkultur der stud. zool. Frl. K. Mayer dagegen, welche mit mehreren Ausgangstieren angefangen wurde, schloß die Kultur mit Conjugation.

11. Durch Conjngation beendeten die durch starke Überernährung in tiefe Depression geratenen Paramaecienkulturen. In diesen Kulturen auch war die Parallele zwischen den Depressions- und Conjugationstieren eine vollkommene.

Allgemeiner Teil.

Eine einheitliche Erklärung der beschriebenen Vorgänge ergibt sich aus der Kernplasmarelationslehre R. Hertwig's. Hier muß ich etwas weiter ausholen. Wie bekannt besagt diese Lehre, daß der Quotient, den man erhält, wenn man die Plasmamasse durch die

Kernmasse dividiert eine gesetzmäßige Größe ist. Soweit dieser Quotient beibehalten wird, befindet sich auch die Zelle in normalem Zustand. Wird durch einseitige Begünstigung des Wachstums des Kernes oder des Plasmas allein, ein Mißverhältnis in der Größe dieser beiden Zellteile herbeigeführt, so gerät die Zelle in anormalen Zustand. Je nach der Tiefe dieser Störung findet eine partielle oder totale Sistierung der Lebensfunktionen statt. Je nach der Tiefe dieser Störung sind auch verschiedene Prozesse nötig, um die Zelle von neuem in ihren normalen Zustand zu bringen. Das nähere Verfolgen dieses Grundgedankens ergibt die folgenden Abstufungen.

1. Teilung der Zelle. Wie es R. Hertwig von seiner Kernplasmarelationslehre ausgehend zuerst postulierte, was durch die noch nicht veröffentlichten Messungen Wierzbicki's bestätigt wurde,[1] sind in dem Kernwachstum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zellteilungen, zwei Momente scharf auseinander zu halten: 1. Funktionelles Wachstum des Kernes und 2. Teilungswachstum desselben. Während der ersten Periode, welche von einer Teilung bis unmittelbar zu der nächst darauffolgenden Teilung sich erstreckt, wächst der Kern im Verhältnis zum Plasma sehr langsam. Es kommt schließlich zu einem großen Mißverhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße, das Hertwig Kernplasmaspannung nannte. Die Zelle kommt dadurch in abnormen Zustand. Die Regulierung des Kernwachstums ist nicht mehr möglich und der Kern beginnt auf einmal sehr stark auf Kosten des Plasmas zu wachsen d. i. der Kern tritt in das Teilungswachstum ein. Er wächst bis auf das Doppelte von seiner ursprünglichen Größe heran. Dieser abnorme Zustand der Zelle wird durch die Teilung beseitigt. Die letztere ist sodann als ein Regulationsprozeß zu betrachten. Die nicht absolute Exaktheit des Teilungsprozesses bei der Zweiteilung des Kernes, noch mehr aber die allmählich sich anhäufende Vergrößerung des Kernes infolge eines andauernden Funktionierens, führt schließlich zu solchen Störungen in dem Verhältnis zwischen der Kernplasmagröße, daß eine Teilung der Zelle unmöglich gemacht wird. Infolge des übermäßigen Anwachsens des Kernes werden die Funktionen der Zelle in Stillstand gebracht.

2. Die Zelle tritt in Depression ein. Je intensiver die Zelle funktioniert, desto früher wird eine übermäßige Vergrößerung

---

[1] Meine an *Frontonia* und anderen Infusorien ausgeführten und demnächst zu veröffentlichenden Messungen bestätigen vollkommen die Grundprinzipien der Kernplasmarelationslehre und die Folgerungen derselben bei der Teilung der Zelle.

des Kernes erzielt, desto früher werden daher die Depressionszustände eintreten. Die genaue Erforschung der Wirkung aller derjenigen Faktoren, wie Überernährung, Hunger, rasche Temperaturveränderungen nach vorausgegangener starker Ernährung usw., welche alle eine schnellere Herbeiführung der Depression begünstigen, hat ergeben, daß dieselben das Wachstum des Kernes einseitig stark beeinflussen. Um wieder in den normalen Zustand kommen zu können, muß in der Zelle eine Verminderung der Kernsubstanz stattfinden. Dies erfolgt durch Chromatinausstoßung von seiten des Kernes oder durch direkte Resorption von Kernteilen von seiten des Protoplasmas. Alles das sind daher Regulationsprozesse ähnlich denen, welche von Goldschmidt, Mathews, von mir und von anderen Autoren auch bei der Metazoenzelle (Chromidienbildung bei stark funktionierenden Gewebszellen. bei den Geschlechtszellen usw.) beobachtet worden sind.

Im Laufe der Kultur stellen sich die Depressionen öfters und tiefer ein. Das zeugt dafür, daß die Selbstregulierung der Zelle immer schwerer und ungenügender wird. Die Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas wird bei allzugroßem Anwachsen des Mißverhältnisses zwischen Kern und Plasma schließlich paralisiert. Die enorme Vergrößerung des Kernes kann nur noch unvollkommen oder überhaupt nicht mehr durch das Einwirken des Zellprotoplasmas rückgängig gemacht werden. Die Zelle auf sich selbst überlassen wird dem physiologischen Tode erliegen.

3. In diesen tiefen Depressionen tritt der Conjugationstrieb ein, welcher zu richtigen Conjugationsepidemien führt. Durch den Conjugationsprozeß wird eine totale Umwälzung in dem Kernapparat herbeigeführt und dadurch die Zelle wieder in ihren normalen Zustand in bezug auf die Kernplasmaverhältnisse versetzt. Der Conjugationsvorgang ist somit als ein regulatorischer Prozeß aufzufassen. Er hat als solcher einen Sinn nur bei Zellen, welche sich in äußerst abnormem Zustand befinden, d. i. bei Zellen in tiefer Depression. Dies erklärt, warum die Neigung zur Conjugation erst mit dem Altwerden der Kultur sich einstellt. Dies erklärt ferner, warum die öfters angewandten Eingriffe zur Herbeiführung der Conjugation einen Erfolg nur bei solchen Kulturen haben. Halten wir uns einen Augenblick bei diesem letzten Punkt auf, um näher zu sehen was für Veränderungen in dem Zustand der Zelle die gebräuchlichen Conjugationsmethoden bedingen und ob sie zugunsten der hier aufgestellten These, d. i. daß jede Conjugationszelle eine Depressionszelle ist, sprechen.

Die allgemein bekannte Methode ist diejenige von Maupas. Sie

besteht darin, daß man Infusorien, welche lange Zeit vorher reichlich ernährt wurden, auf einmal hungern läßt. Maupas konnte auf die theoretische Begründung dieser seiner auf empirischem Wege aufgestellten Methode nicht ins klare kommen. Nunmehr können wir dies, Dank der Untersuchungen Hertwig's und seiner Schüler. Die Versuche Kasantzeff's an Paramaecien zeigten nämlich, daß durch das Hungernlassen der Tiere eine rasche Zunahme des Kernes herbeigeführt wird. Die durch eine übermäßige Ernährung zu tiefen Depressionen neigenden Kulturen, werden durch den Hunger sofort an den Rand einer solchen gestellt. Die in tiefe Depression geratenen Tiere finden einen Ausweg in der Conjugation. — Noch ein Beispiel Hans Prandtl hat zahlreiche Conjugationen von *Didinium nasutum* [O. F. Müller] erzielt durch die folgende, nach den hier wiedergegebenen theoretischen Überlegungen, feinsinnig kombinierte Methode. „Schon früher hatten Maupas, R. Hertwig und Prowazek bei den verschiedensten Infusorienarten dadurch Conjugation erzielt, daß sie die Tiere nach Perioden starker Vermehrung in Hungerkulturen versetzten. R. Hertwig fand ferner bei *Dileptus*, daß die Conjugationsepidemien bei fortgesetzter Kultur an Intensität zunehmen und kurz vor dem Eintritt von tiefen Depressionszuständen ihren Höhepunkt erreichten. Als Ursache der Depression hatte R. Hertwig an *Actinosphaerium* das übermäßige Wachstum des Kernes im Verhältnis zum Protoplasma durch starke Fütterung nachweisen können. Er glaubt deshalb die Ursache der Conjugation in dem durch starke Fütterung bedingten übermäßigen Wachstum des Hauptkerns erblicken zu müssen. Ein weiteres Resultat der Hertwig'schen Forschungen, daß die Zelle normalerweise bei höherer Temperatur im Verhältnis zum Protoplasma einen viel kleineren Kern besitze als bei niederer Temperatur, legte mir folgende Überlegung nahe: Bringt man Tiere, die einige Zeit in Zimmertemperatur stark gefüttert wurden und hierdurch eine Größenzunahme ihrer Kerne erfahren haben, plötzlich in einen Brutofen von etwa 25° C, so haben die Tiere für diese Temperatur viel zu große Kerne. Gesellt man der Temperaturerhöhung noch Hunger bei, so ist den Tieren die Möglichkeit erschwert, das große Mißverhältnis von Kern und Protoplasma durch Stoffaufnahme zu regulieren. Sie sind künstlich an den Rand einer Depression gebracht. Sie werden wohl nur durch eine Umwälzung im Kernapparat imstande sein, zum normalen Zustand zurückzukehren und dies geschieht wohl am gründlichsten durch Conjugation."

Nach dieser Methode Prandtl's habe ich selbst viele und viele

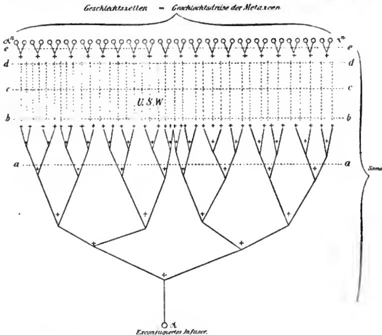
Tausende Conjugationen von *Epistylis* bekommen. Die Tiere wurden bei reichlicher Nahrung und bei einer Temperatur von 13°—14° C kultiviert. Unter diesen Lebensbedingungen vermehrten sie sich sehr stark. Nach einiger Zeit habe ich von dieser Kultur drei Hungerkulturen abgezweigt und bei Temperatur von 25°, 22° und 17° C weiter kultiviert. Schon nach 30 Stunden trat Conjugation ein. Durch die erwähnten Conjugationsmethoden werden daher die Tiere durch äußere Einwirkungen sprungweise in den Zustand einer tiefen Depression versetzt, eine Depression, die sie bei normalem Verlauf erst viel später, vielleicht z. B. nach ein paar Monaten ohnedies erreicht hätten.

Von diesem Standpunkt über die Natur der Conjugationszellen ausgehend, werde ich im folgenden versuchen, die Schlußfolgerungen dieser Betrachtungsweise näher zu präzisieren.

Im Jahre 1882 hat Weismann die These aufgestellt, daß die Protozoenzelle unsterblich ist. Dank ihrer Fortpflanzungsweise durch Teilung soll sie sich bei günstigen äußeren Bedingungen ins unendliche erhalten können. Da über die Ursachen des Conjugationsvorganges damals nichts Genaueres bekannt war, wurde dieser Vorgang einseitig aufgefaßt, mit den Vererbungsfragen theoretisch verknüpft und in dem Amphimixis seine alleinige Bedeutung und kausale Begründung gesehen. Seinen Gedankengang auf die Metazoen erweiternd, erblickt Weismann in den generativen Zellen unsterbliche, der Protozoenzelle vollkommen gleichwertige Elemente, welche sich von Generation zu Generation weiter ins unendliche fortpflanzen können, ohne jemals von Degeneration befallen zu werden, welch letztere den Tod der somatischen Zellen allein herbeiführt. Der Tod als Faktum tritt zum erstenmal bei den somatischen Zellen der Metazoen ein und ist nicht als physiologische Notwendigkeit, sondern als Anpassungserscheinung an die Lebensbedingungen aufzufassen.

Bei Aufstellung dieser seiner These hat Weismann einen Grundfehler gemacht, indem er ein einziges Infusor mit einem Metazoenindividuum verglichen hat, d. h. ein Individuum höherer Ordnung (das Metazoenindividuum) mit einem solchen niederer Ordnung (die Protozoenzelle) für gleichwertig erklärt hat. Auf diesen Fehler haben besonders Minot, Maupas und Hertwig hingewiesen. Nicht das einzige Infusor ist einem Metazoon gleichzustellen, sondern die ganze Generationsfolge desselben. Präzisieren wir diese beiden für

unsere weiteren Ausführungen wichtigen Begriffe. Die Untersuchungen MAUPAS' an Infusorien, diejenigen HERTWIG's an Infusorien und besonders an *Actinosphaerium*, ferner die Untersuchungen CALKINS', LORANDE LOOS WOORDUFF's und die Ergebnisse meiner Untersuchung zeigen, daß Protozoenkulturen, von einem Ausgangstier beginnend, welche geräumige Zeit kultiviert werden, nach einer gewissen, je nach den Arten verschieden großen Zahl von Generationen in so



Textfig. 2. Schema I. Generationsfolge einer Protozoenzelle. *a* Exconjugiertes Ausgangstier. Mit + sind die agamen Generationen bezeichnet. Die O stellen die Conjugationstiere dar. Die queren punktierten Linien *a—a*, *b—b*, *c—c*, *d—d*, *e—e* bezeichnen die Depressionsperioden.

tiefe Depressionszustände eintreten, daß die entstandenen Defekte nicht mehr durch Selbstregulation rückgängig gemacht werden können. Die ganze Generationsfolge eines Infusors, welche allein einem Metazoen verglichen werden darf, an sich selbst überlassen, stirbt an Erschöpfung aus, sie entgeht dem Tode nicht. Alle Zellen dieser Infusoriengeneration bewahren aber infolge ihres vollkommen

selbständigen Lebens sämtliche Fnnktionen, welche für das Leben eines selbständigen Zellorganismns unentbehrlich sind, intakt: die Funktion der Nahrnngsaufnahme, der Assimilation, der Bewegung usw., nnd schließlich die Funktion der geschlechtlichen Fortpflanzung. An dem tiefen Depressionspunkt seiner Existenz angelangt, besitzen daher alle Zellen einer Infusorienzucht die Fähigkeit, dem Tode zu entgehen. Dies wird erreicht durch die Conjngation. In den bis zu diesem letzten Moment durch Zweiteilung sich fortpflanzenden agamen Generationen, welche dem Soma eines Metazoons vergleichbar sind, erwacht der Geschlechtstrieb, das Soma schwindet auf einmal und die ganze Zucht verwandelt sich in ein Geschlechtsindividuum, welches ausschließlich aus Zelleu im Depressionszustand, bzw. ans Geschlechtszellen besteht (Textfig. 2).

Es fällt nun auf, daß Tiere einer und derselben Zncht, oder wie sie Maupas nannte, Tiere „proche parents“, selten miteinander conjugieren. Die Ursache dieses Verhaltens liegt in den gleichsinnigen Verändernngen, welche die Nachkommen einer und derselben Zelle infolge der gleichen konstitutionellen Beschaffenheit nnd den gleichen äußeren Existenzbedingungen erfahren haben. Durch die Conjugation solcher Zellen wird den letzteren so gnt als gar nicht oder höchsteus sehr unvollkommen geholfen werden, da die Vereinignng gleichsinniger Veränderungen im Plasma und im Kerne zu keinen wirksamen Gegensätzen in der Wechselwirkung dieser beiden Zellbestandteile führen wird.

Stellen wir uns jetzt vor, daß die sich teilenden Infusorien nicht anseinandergehen, sondern fest verbunden bleiben, so wird ein vielzelliger Organismus entstehen. Verfolgen wir daher näher die Genese eines Metazoenindividnums. Die je nach den Umständen befruchtete oder unbefruchtete (parthenogenetische) Eizelle, welche nnserem exconjugierten Ausgangsinfusorium entsprechen würde, erzeugt durch fortgesetzte vegetative Vermehrung (Zweiteilung) tansende und tausende Zellen, die, anstatt auseinanderzugehen, fest in Geweben verbunden bleiben. Von diesem letzten Moment ab haben wir mit Faktoren zu rechnen, welche die Unterschiede bedingen, die zwischen einer Protozoenzellgenerationsfolge und einem Metazoenorganismus bestehen. Auf die Erläuterung dieser Unterschiede möchte ich gleich eingehen.

Jedes Znsammenleben der Zellen ist mit einer Arbeitsteilung bei Verrichtung der Lebensfunktionen verbnnden. Die Ursachen dieser Arbeitsteilung liegen sowohl in den Beziehnngen der Zellen

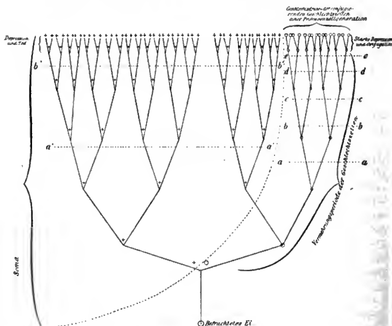
zueinander, wie auch zur Außenwelt. Je nach der Lagebeziehung zu letzterer übernehmen einige Zellen oder ganze Zellverbände das Empfangen der Reize, welche auf den Organismus einwirken (Sinneszellen und Sinnesepithelien), andere übernehmen die Atmungsfunktion, wieder andere die Verdauung usw. Hand in Hand mit dieser Arbeitsteilung und Spezialisierung in Verrichtung von nur einigen Funktionen geht eine Einschränkung in der Leistungsfähigkeit der Zelle. Sie ist nicht mehr fähig, allen denjenigen Funktionen zu genügen, welche die freie Protozoenzelle allein verrichten kann. Das Leben der einzelnen Gewebszellen und der ganzen Gewebeart ist ohne den Zusammenhang zum ganzen Organismus unmöglich. Auf die verschiedenen Mittelstufen, welche sich besonders in den koloniebildenden Flagellaten — *Eudorina*, *Volvox* usw. — auffinden lassen, Mittelstufen, welche die allmähliche Spezialisierung und Einschränkung der Funktionen der Gewebszellen zeigen, will ich nicht eingehen. Diese Sachen sind zu bekannt, um hier nochmals erwähnt zu werden.

Wie jede Zelle, geraten auch die Gewebszellen infolge des andauernden Ausübens ihrer Funktionen in Depressionszustände, die sie von Anfang an durch Selbstregulation bewältigen können. Ich erinnere nur an die Chromidienbildung stark funktionierender Zellen, welche solch einen Regulationsprozeß darstellt. Schließlich aber werden die Defekte der fortdauernden Funktion so stark, daß die Selbstregulation nicht mehr imstande ist, die Zelle von der tiefen Depression zu retten. Da die einseitige Spezialisierung der Gewebszellen ihnen des gründlichsten Mittels zu einer Renovation, den Conjugationsvorgang, beraubt hat, erliegen diese Zellen unfehlbar der Depression (Textfig. 3).

In jedem Metazoenindividuum bleiben aber, noch von der ersten Teilung der Eizelle an, Zellen bewahrt, welche in keinen Gewebeverband eintreten und bei dem Ausüben der verschiedenen Funktionen des Organismus keinen Anteil nehmen. Die besondere Stellung dieser Zellen ermöglicht es ihnen, daß sie der Zellspezialisierung entgehen und dadurch die Funktionen einer Protozoenzelle vollkommen beibehalten. Diese Zellen sind die Geschlechtszellen. Am Ende ihres Lebens treten diese Zellen von dem lockeren Verband, in dem sie sich früher befanden, heraus und leben als ganz freie Zellen weiter. Wie jede Zelle, so werden auch die Geschlechtszellen im Laufe ihrer fortgesetzten Vermehrung und ihres Wachstums in Zustände geraten, in welchen das normale Ausüben der Lebensvorgänge infolge übermäßigen Wachstums des Kernes gestört sein wird. Nach dem Vorausgegangenen wird die Lebenskurve einer Generationsfolge

von germinativen Zellen, d. i. allen germinativen Zellen eines Metazoenindividunms analog der Lebenskurve einer Protozoenzucht verlaufen (Textfig. 3).

Trotzdem in den bisherigen ovo- und spermatogenetischen Untersnchungen dieser Verlauf der germinativen Zellen noch wenig berücksichtigt worden ist, lassen sich doch jetzt noch die in der



Textfig. 3. Schema II.

Metazoonindividunm; Einteilung in somatische (+) und germinative (○) Zellen. Zwischen den Depressionslinien *a—a* und *c—c* der Geschlechtszellen sind mehrere Zellgenerationen zn denken; desgleichen auch zwischen den Depressionslinien *a'—a'* und *b'—b'* der somatischen Zellen.

***a—a*, *b—b*, *c—c*, *d—d*, *e—e* Depressionszustände der Geschlechtszellen.**

***a'—a'*, *b'—b'* Depressionen bei den somatischen Zellen.**

Entwicklung der Geschlechtszellen auf Depressionszustände hindeutenden Hauptetappen feststellen. Am spärlichsten sind die diesbezüglichen Angaben während der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen, welche bis jetzt so gut wie gar nicht einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden ist. Die dort sehr oft

beobachteten gelappten Kerne z. B., welche in verschiedenen Zeitabständen der Vermehrungsperiode öfters wiederkehren und welche bis jetzt die einander widersprechendsten Deutungen (wie Amitose, „Funktionszustand" usw.) erfahren haben, werden sich nach den in dieser Richtung angestellten eingehenden Untersuchungen von Herrn Dr. ELPALJEWSKY als Depressionskerne auffassen lassen.[1]) Die Ähnlichkeit dieser Depressionskerne mit dem gelappten Kern eines Infusors im Depressionszustande ist geradezu überraschend. In beiden Fällen trennen sich ganze Stücke vom Kern ab, um nachher ins Plasma resorbiert zu werden. Dieser Vorgang ist bei den Geschlechtszellen auch, wie das bei den Protozoen der Fall ist, als ein Prozeß aufzufassen, welcher zu einer Verminderung der Kernsubstanz und dadurch zum Normalwerden der Zelle beiträgt.

Besser stehen wir mit den Angaben in der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen. In einer meiner früheren Arbeiten[2]) habe ich, ausgehend von den Ausführungen R. HERTWIG's,[3]) auf manche solcher Depressionszustände während dieser Periode hingewiesen. Ich werde hier das früher Gesagte kurz skizzieren und bei dieser Gelegenheit etwas nachholen. Meine Beobachtungen bei der Eibildung von *Paludina vivipara* haben gezeigt, daß, von dem nach der Ovogonienteilung folgenden Leptotenenstadium beginnend, Prozesse auftreten, welche zuerst zu einer Längsspaltung der Chromatinschleifen im Kern führen (Ende von Synapsis- und Anfang von Pachytenstadium). Diese Prozesse hören hier nicht auf, sondern spielen sich weiter ab und führen zu der Ausbildung von echten Tetradenchromosomen. Es ist anzunehmen, daß die Zelle sich durch diese Prozesse zur Teilung vorbereitete und zwar zweimal nacheinander. Das erstemal im Moment der Längsspaltung der Chromatinschleifen, welcher Vorgang ja, wie bekannt, jeder Teilung der Zelle vorausgeht, und das zweitemal mit der Tetradenausbildung. In den beiden Fällen aber findet die Teilung nicht statt. Vielmehr nach dem zweiten Anlauf zur Teilung, d. i. nach dem Stadium mit ausgebildeten Tetradenchromosomen, folgen Kernstadien (Diplotene, Dyctiene), welche zur Auflösung der Tetraden und zum Zurückkehren des Kernes in den Zustand vor dem Leptotenstadium führen. Betrachten wir die sich in diesen zwei Momenten abspielenden Prozesse

[1]) Diese mündliche Mitteilung verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. ELPALJEWSKY.

[2]) Eibildung bei *Paludina vivipara*, Chromidien bei *Paludina* und *Helix* etc.

[3]) Über organotypisches und cytotypisches Wachstum der Zelle.

näher, um zu sehen, ob sie nicht ein Verständnis dieser merkwürdigen abortiven Teilungsversuche der Zelle ermöglichen.

Die im Wachstum eingetretene Ovocyte, welche gerade von einem Depressionszustand im Ovogonienstadium ausgegangen ist (man achte auf die große Zahl der Zellen mit gelappten Kernen in diesem Stadium), zeichnet sich durch ein enormes Kernwachstum im Vergleich zum Protoplasma aus. Die erste vorbereitete Teilung kann infolge dieses übermäßigen Wachstums des Kernes nicht zustande kommen. Die Zelle gerät in Depression und es findet in diesem Moment eine rege Chromidienausstoßung statt. Die Zelle befreit sich dadurch so gut als möglich aus dem akuten abnormen Zustand und es wird eine neue Teilung vorbereitet. Da aber die Defekte der vorhergehenden Depression durch die Chromidienbildung in diesen Endstadien der germinativen Zellgenerationsfolge nur unvollkommen beseitigt worden sind, so kann diese zweite vorbereitete Teilung auch nicht zustande kommen. Die Zelle tritt in einen neuen abnormen Zustand ein und es folgt abermals eine reichliche Chromidienausbildung, welche die Verminderung der Kernmasse bezweckt. Daß die zwei hier verzeichneten Momente wirklich Vorbereitungen zur Teilung gewesen sind, zeigen die während derselben ausnahmsweise auftretenden echten Mitosen, nämlich im ersten Falle Mitosen mit längsgespaltenen Chromosomen, im zweiten Falle solche mit Tetradenchromosomen. Es ergibt sich somit, daß die ausnahmsweise auftretenden Teilungen bei dem Ovocytenwachstum nicht Erscheinungen ohne irgend eine tiefere Bedeutung sind. Sie sind im Gegenteil sozusagen Wegweiser, welche noch den ungestörten Verlauf dieser Vorgänge, wie sie sich abspielen sollten, zeigen.[1])

Durch diese aufeinanderfolgenden und immer rückgängig gemachten Depressionen kommt schließlich die germinative Zelle in einen Zustand mit enorm vergrößertem Kern. Das Wachstum der Zelle hört auf. Die Zelle gelangt in eine tiefe Depression. Die Zelle wird „reif“, wie man sagt, der Organismus selbst „geschlechtsreif“ und es tritt ein starker Geschlechtstrieb auf.[2])

[1]) Eine nicht schablonenmäßig, sondern tiefer durchgedachte und nach ganz neuen Gesichtspunkten gemachte Ovo- und Spermiogenese wird viele wichtige Tatsachen zutage fördern, welche bis jetzt, eine Erklärung nicht zulassend, keine Beachtung gefunden haben.

[2]) Daß in der Tat die Geschlechtszellen am Ende der Vermehrungsperiode wie auch in den zwei erwähnten Vorbereitungsstadien zur Teilung und vor der Richtungskörperbildung sich in einem Depressionszustande befinden, zeigen auch die vielen degenerierenden Zellen, welche sich in allen diesen Stadien beobachten lassen. Diese periodisch auftretenden Degenerationswellen konnte ich an den

Der Parallelismus mit der Infusorienzucht ist augenspringend. Wie dort die Conjugationsepidemien immer in tiefen Depressionszuständen eintraten, desgleichen tritt bei den Metazoen der Geschlechtstrieb nur dann ein, wenn die Geschlechtsprodukte in tiefem Depressionszustand gekommen sind. Dort wie hier gibt es einen sicheren Ausweg von diesem Zustande, das ist die Conjugation. Auf sich selbst überlassen, stirbt die Geschlechtszelle an „dégénérescence sénile" ab, sie erliegt dem physiologischen Tode.

Die Parallele geht noch weiter. Ebenso wie bei den Protozoen die Conjugationen zwischen Zellen ein und derselben Zucht wegen der einseitigen Differenzierung vermieden werden, und wenn zustande gekommen, von nicht länger andauerndem verbessernden Einfluß auf die Zellen sind, genau so ist es bei den Metazoen, wo auch die Conjugation zwischen Zellen ein und derselben Zellgenerationsfolge, d. h. der Hermaphroditismus, vermieden wird.

Alle diese Auseinandersetzungen führen zu dem Schluß, daß die Geschlechtszellen im Moment der Geschlechtsreife nicht die lebensfähigsten und normalsten Zellen eines Organismus sind, sondern daß sie Zellen sind, welche sich in tiefer Depression befinden. Bei den Metazoen auch, wie das bei der Infusoriengenerationsfolge der Fall ist, hat die Conjugation, als ein Verbesserungsprozeß aufgefaßt, einen Sinn nur bei in abnormen Zustand geratenen Zellen, nicht bei normalen Zellen.

Trotzdem die These WEISMANN's für die Unsterblichkeit der Protozoen- und der Geschlechtszellen nach den Untersuchungen

Ovarien von *Paludina* beobachten. Diese Degenerationserscheinungen, welche gegen Ende der Zellgenerationsfolge (bei *Paludina* nach dem zweiten Anlauf zur Teilung und vor der Richtungskörperbildung) ihren Höhepunkt erreichen, sind wohl auf die Weise zu erklären, daß nicht alle Zellen, wie das auch bei den Protozoen der Fall ist, sich von einer Depression erholen können, vielmehr viele an derselben zugrunde gehen. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens liegt in den individuellen Verschiedenheiten der Zellen, welche durch Ungleichmäßigkeiten bei der Teilung, der Ernährung u. dergl. bedingt werden. Nicht alle Zellen werden infolgedessen in genau der gleichen Lage sein, um den Regulationsprozeß durchzumachen: in diesen kritischen Momenten treten die vielen degenerierenden Zellen auf. Diese Betrachtungsweise läßt erstens tiefer in die Ursachen der Degenerationserscheinungen blicken; sie zeigt zweitens, warum diese Degenerationen immer periodisch und nur in bestimmten Phasen der Zellgenerationen einzutreten pflegen; drittens erklärt diese Betrachtungsweise, warum diese Degenerationswellen mit den oben verzeichneten Depressionsperioden zusammenfallen. — Dieselben Erwägungen, d. i. daß die Degenerationsperioden mit den Depressionsperioden zusammenfallen, behalten auch für die somatischen Zellen ihre Gültigkeit.

Maupas', Hertwig's u. a. der Boden entzogen wurde, so ist man von diesen Anschaunngen noch nicht ganz losgekommen. Ist das letztere bei den Protozoen schon längst der Fall, nicht so steht es bei der Betrachtung der Geschlechtszellen der Metazoen. Man hat sich die selbstverständlich erscheinende Auffassung, daß diejenigen Zellen eines Organismus, welche Generationen dnrcb für sein weiteres Erhalten ausersehen sind, auch die lebensfähigsten Zellen dieses Organismus sein müssen, so angewöhnt, daß sehr wenige Forscher sich mit diesen Fragen eingehender befaßt haben. Präzis und mit schwerwiegenden Beweisen wurde der Depressionszustand der Geschlechtszellen zum ersteumal von Richard Hertwig am 7. Dezember 1906 in einem öffentlichen Vortrag „Über die Ursache des Todes“ hervorgehoben.

Aus seinen Protozoenstudien über die physiologische Degeneration, über die Kernplasmarelation usw. ausgehend, erweitert er seine Betrachtungen auch auf die Metazoen und kommt zu dem Schluß, daß die Geschlechtszellen Depressionszellen sind, und beleuchtet diese wichtige Frage von anderen Gesichtspunkten aus, als dies hier geschehen ist. „Wie steht es mit der Unsterblichkeit der Geschlechtszellen vielzelliger Tiere? — Weismann hatte angegeben und ich hatte mich zunächst seiner Darstellung angeschlossen, daß die Fortpflanzungszellen der lebenden Tiere und die Fortpflanzungszellen der Tiere früherer Jahrhunderte sich zu einer fortlaufenden Reihe anordnen lassen, in welcher jedes Glied aus einem vorausgegangenen Glied durch Teilung entstanden sei, so daß wir uns die Genese der Geschlechtszellen als eine seit undenklichen Zeiten fortlaufende Reihe von Zellteilungen vorstellen können. Wir müssen nun aber die Verhältnisse etwas genauer darstellen. Wir beginnen mit dem Moment, wo in einem Embryo die Anlage der Geschlechtsorgane sichtbar geworden ist, als eine Zelle oder als ein Haufen von Zellen. Wir nennen sie Ureier. Sie vermehren sich durch fortgesetzte Teilnng um so lebhafter, je größer die Fruchtbarkeit der Art ist. Auf diese Vermehrungsperiode der Ureier folgt stets die Wachstnmsperiode. Die Teilungsfähigkeit der Ureier hört auf; aber nicht die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme, was zur Folge hat, daß nun das Ei anfängt enorm zn wachsen, sowohl der Körper des Eies als auch der Kern. Beide gewinnen für eine Zelle ganz riesige Dimensionen. Schließlich kommt auch das Wachstum zum Stillstand.

Dieser ganze Vorgang bat eine große Ähnlichkeit mit den Depressionszuständen der Protozoen, und ähnlich ist auch der weitere Verlauf. Er führt entweder zum Untergang oder zur Reorganisation

der Zelle. Bei letzterer geht der Riesenkern zugrunde bis auf kleine Reste, die einen neuen Kern bilden. Wie gewaltig der Unterschied beider Kerne ist, wieviel Kerne dem partiellen Tod verfallen sind, zeigt eine Nebeneinanderstellung eines unreifen und eines reifen Eies. Nur das Reifei vermag sich weiter zu entwickeln, sei es nach vorausgegangener Befruchtung, sei es aus eigenem Antrieb parthenogenetisch. Für das Ei, welches Material für einen Organismus liefern soll und daher groß sein muß, wäre die Wachstumsperiode als eine zweckmäßige Einrichtung leicht verständlich; aber sie tritt auch in prinzipiell gleicher Weise, nur mit dem Unterschied, daß das Wachstum gering ausfällt, während der Entwicklung der Samenfäden auf, dieser kleinsten Elemente des tierischen Körpers; sie muß also eine in den Wachstumsgesetzen der Zelle tiefer begründete Ursache haben, und diese Ursache erblicke ich in der Notwendigkeit, nach langlaufenden Teilungen durch den partiellen Tod die Zelle zu reorganisieren."

In diesen knapp und klar gehaltenen Sätzen sind die Gedanken R. Hertwig's über die Depression der Geschlechtsprodukte enthalten. Ausführungen fast in demselben Sinne sind auch in seiner Arbeit „Über cytotypisches und organotypisches Wachstum" zu finden, über deren Grundgedanken ich an einer anderen Stelle näher eingegangen bin.

Die Untersuchungen Siebold's, Leuckart's u. a. in den 50er Jahren des vorigen Jahrhunderts haben gezeigt, daß es Tiere gibt, deren Eier ohne vorausgegangene Befruchtung zur weiteren Entwicklung befähigt sind. Man nannte diese Art von Fortpflanzung Jungfernzeugung oder Parthenogenese. Die weiteren Untersuchungen haben ferner gezeigt, daß in den meisten Fällen, heute können wir schon sagen fast in allen Fällen, die parthenogenetische Fortpflanzung nach einer verschieden großen Zahl von Generationen durch geschlechtliche Fortpflanzung abgelöst wird. Diese Verhältnisse, welche besonders klar bei den Daphnoiden, Aphiden, Rotatorien usw. vertreten sind, benutzte Weismann, um seine Lehre von der cyklischen Fortpflanzung aufzustellen. Unter cyklischer Fortpflanzung verstand er das regelmäßige Ablösen der parthenogenetischen Fortpflanzung nach einer gewissen Zahl parthenogenetischer Generationen durch die geschlechtliche Fortpflanzung. Die cyklische Fortpflanzungsart stellt somit eine Art Heterogenie dar. Von der Beobachtung ausgehend, daß das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung (mit Dauereier)

mit den zur Erhaltung der Art in ungünstigem Sinne eintretenden Veränderungen der äußeren Bedingungen (Temperatnrerniedrigung. Nahrungsmangel nsw.) zusammenfällt, betrachtet Weismann die cyklische Fortpflanzung als Anpassnngserscheinung an die wechselnden äußeren Bedingungen. Die bei günstigen Nahrungs- und Temperaturverhältnissen rasch aufeinanderfolgenden parthenogenetischen Generationen sollen eine zweckmäßige Einrichtung für die schnelle Verbreitung der Art darstellen. Mit Eintritt der Kälte und des Nahrungsmangels hört diese Vermehrnngsart auf; sie wird durch die langsam verlaufende geschlechtliche Fortpflanzung ersetzt. Anfangs mit dem Wechsel der äußeren Existenzbedingungen in kausalem Zusammenhang stehend, soll sich diese Fortpflanzungsart durch die natürliche Zuchtwahl allmählich unabhängig von denselben gemacht haben und zur festen Einrichtnng geworden sein.

Gegen diese Erklärung Weismann's sind wichtige Einwände gemacht worden, welche derselben den Boden unhaltbar machen. Ich werde sie in Kürze erwähnen, da sie für unsere weiteren Auseinandersetzungen von Wichtigkeit sind. — Die Untersuchungen Maupas' und Nussbaum's zeigten unzweideutig, daß die Temperatnr und die Ernährung Faktoren sind, unter deren Wirkung die parthenogenetische Fortpflanzung bei den Rotatorien durch die geschlechtliche abgelöst wird. Maßgebend für das Auftreten der letzteren ist die niedrige Temperatnr (Maupas) und der Hunger (Nussbaum).

Ferner fand de Kerhervé bei den Daphnoiden, daß die mangelhafte Ernährung als Reiz wirkt, welcher das Ablösen der parthenogenetischen Fortpflanzung durch das geschlechtliche herbeiführt. Besonders unzweideutige und einheitliche Resultate über die Rolle. welche die Temperatur und die Ernährung für das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Daphnoiden spielen, haben die Experimente Al. Issakowitsch's ergeben. An Kulturen von der Daphnoide *Simmocephalus vetulus* hat er gefnuden, daß bei günstigen Existenzbedingungen (Temperatur 25° und reichliche Ernährung) fortdauernd parthenogenetische Generationen entstehen. Im Lauf der Kultnr ist zu beobachten „daß je länger die Tiere sich parthenogenetisch fortpflanzen, desto größer wird in ihnen die Tendenz zur geschlechtlichen Fortpflanzung überzngehen, desto leichter kann man sie durch eine geeignete Maßregel dazu veranlassen“. Die parthenogenetische Entwicklnng wird durch die geschlechtliche abgelöst. wenn man Tiere von der oben erwähnten Kultur (25° C) in Kälte (8° C) bringt, oder sie hungern läßt. Ferner haben die Experimente gezeigt, daß nach 4 Monaten lang geführter, immer parthenogenetisch

sich fortpflanzender Kultur schließlich Tiere erzeugt werden, deren Eier nicht mehr imstande sind parthenogenetisch sich weiter fortzupflanzen, „Die Eier wurden ja gegen Ende der Kulturen entwicklungsunfähig, zerfielen im Brutraum". Der Verfasser schließt daraus „im Eierstock waren also durch die zu stark ausgezogene Parthenogenesis Mißstände eingetreten".

Sehen wir wie diese auffallenden Erscheinungen von dem hier vertretenen Standpunkte über die Natur der Geschlechtsprodukte aufzufassen sind, und ob dadurch die cyklische Fortpflanzungsart dem Verständnis näher gerückt werden kann.

Der Begriff einer cyklischen Fortpflanzung verlangt es, daß nach einer, je nach den Arten, wechselnden Zahl parthenogenetischer Generationen, Geschlechtsprodukte entstehen, welche für ihre weitere Entwicklung der Befruchtung unbedingt bedürfen. Tritt dieser letzte Vorgang nicht ein, so zerfallen die Eier. Das Bild einer cyklischen Fortpflanzung läßt sich dem Gesagten zufolge in folgender Weise graphisch darstellen (Textfig. 4), in welchem Schema zwischen je zwei



Textfig. 4. Schema III. Cyklische Fortpflanzung.

aufeinanderfolgenden Geschlechtsperioden a—a' mehrere parthenogenetische Generationen eingeschaltet sind.

Exakter läßt sich der Lauf einer cyklischen Fortpflanzung nach dem folgenden Schema darstellen, in welchem die einzelnen Punkte (x) ganze Tiere bezeichnen (Textfig. 5).

Was lehrt uns dieses Schema und wie sind die ihr zugrunde liegenden Tatsachen aufzufassen? Das von einem befruchteten Ei α entstandene parthenogenetische Weibchen α' besteht wie jedes Metazoon aus vielen durch Teilung des Eies entstandenen Zellengenerationen, welche sich nach den schon früher besprochenen Prinzipien der Gewebedifferenzierung in somatische und germinative Zellen sondern. Lenken wir unsere Aufmerksamkeit auf die germinativen Zellen. Nach einer gewissen Zahl fortlaufender Teilungen entstehen hier Zellen, welche sich durch einen enorm großen Kern auszeichnen: die Teilung kommt zum Stillstand, d. h. die Zellen sind in Depression geraten. Diese Zellen sind die parthenogenetischen Eier. Sie werden frei. Durch eine Umwälzung in dem Kernapparat, vermöge starker Chromidienbildung und Abschnürung von Richtungskörpern, wird der Kern vermindert, die Zelle kehrt in den normalen Zustand zurück

und die Teilung beginnt von neuem. Es wird eine neue Reihe von Zellgenerationen gebildet, welche nach den früher erwähnten Prinzipien wieder eine Einteilung in somatische und germinative Zellen eingehen werden. Diese rege Zellvermehrung mit reichlicher Nahrungszufuhr führt schließlich wieder zu einer Depression der germinativen Zellen. Es entstehen parthenogenetische Eier, welche durch Umwälzung in dem Kernapparat wieder in normalen Zustand zurückkehren und zum Ausgangspunkt für neue parthenogenetische

Textfig. 5. Schema IV. Cyclische Fortpflanzung.
a und a^n—a^n geschl. Generationen. — a^{II}, a^{III}, a^{IV} etc. parth. Generationen.

Generationen werden usw., der Prozeß wiederholt sich mehrmals. Diese fortdauernden Depressionen, welche je eine parthenogenetische Generation kennzeichnen, führen schließlich gegen das Ende der Kultur zu Zuständen, welche die weitere parthenogenetische Fortpflanzung unmöglich machen. Die Selbstregulation des Eies durch Chromidienausstoßung und Richtungskörperbildung ist nicht mehr genügend, um es aus dem tiefen Depressionszustande von neuem zu

beleben. Sich selbst überlassen stirbt das Ei unter Zerfallerscheinungen des Kernes. Ein Ausweg bleibt der germinativen Zelle, d. i. die geschlechtliche Fortpflanzung.

Die Parallele, welche sich durch die Aufeinanderfolge der Erscheinungen bei der cyklischen Fortpflanzung mit dem Verlauf einer Protozoenkultur ergibt, ist auffallend. In beiden Fällen treten, nach einer gewissen Zahl durch Selbstregulation der Zelle rückgängig gemachter Depressionen, schließlich Zustände ein, die zu so tiefen Depressionen führen, daß deren Defekte durch Selbstregulation nicht mehr überwunden werden können. In dieser Periode tritt der Conjugationstrieb ein.

Diese Parallele geht aber noch weiter. Wie bei einer Infusorienkultur durch energisches Eingreifen (Kältewirkung, Hunger usw.) das enorme Wachstum des Kernes sehr rasch herbeigeführt wird und dadurch die lange Reihe von Zellgenerationen, welche bei normalen Existenzbedingungen (gleichhochbleibende Temperatur und reichliche Nahrung) durchlaufen werden muß, auf ein Minimum verkürzt werden kann, so ist es auch mit der cyklischen Fortpflanzung. Hier kann auch durch Einwirkung von Kälte, Hunger usw. die parthenogenetische Fortpflanzungsweise gleich durch die geschlechtliche abgelöst werden. Es kann somit auch hier ein Sprung in der Entwicklung erzielt werden, durch welchen die Generation α'' z. B. sich auf einmal in dem Zustand der Zelle der Generation α^n versetzt findet (Textfig. 5). Nachdem wir nunmehr die Wirkung der Temperatur, des Hungers usw. auf das Kernwachstum kennen, sind uns diese Prozesse leichter verständlich.

Die Schlüsse, welche sich von diesen Betrachtungen über die cyklische parthenogenetische Fortpflanzung ziehen lassen, sind folgende:

1. Die parthenogenetischen Eier sind germinative Zellen, welche sich im Depressionszustand befinden. Dieser Zustand ist aber noch solcher Natur, daß er durch die Selbstregulation der Zelle rückgängig gemacht werden kann.

2. Durch die sich wiederholenden Depressionen, welche je eine parthenogenetische Generation bezeichnen,[1]), werden schließlich die Defekte der Zelle so tief, daß diese sich durch Selbstregulation nicht mehr erholen kann: sie stirbt ab oder conjugiert.

---

[1]) Es ist sehr wahrscheinlich, daß die germinativen Zellen in den engen Rahmen einer parthenogenetischen Generation andere leichtere Depressionen durchmachen. Beobachtungen in dieser Richtung fehlen vor der Hand gänzlich.

3. Es besteht ein großer Parallelismus zwischen dem Verlauf eines Fortpflanzungscyklus (parthenogenetische Fortpflanzung mit darauffolgender geschlechtlicher Fortpflanzung) und einer Protozoengenerationsfolge.

4. Eine cyklische Fortpflanzung, wenn auch nicht ganz im Sinne Weismann's, existiert. Die Ursachen dieser Fortpflanzungsart sind diejenigen, welche jede lebende Zelle beherrschen, mit der andauernden Funktion derselben eng verknüpft sind und zu dem wellenförmigen Verlauf der Lebensvorgänge führen. Die Idee von der cyklischen Fortpflanzung ist daher nicht zurückzuweisen, wie dies manche Forscher versucht haben.

5. Über die Bedingungen, welche mitgewirkt und dazu beigetragen haben, daß die depressionierten germinativen Zellen bei den Tieren mit cyklischer Fortpflanzung sich immer von dem Verband der anderen germinativen Zellen loslösen, nach außen vom Organismus befördert werden und dadurch nach den Prinzipien der histologischen Differenzierung notwendigerweise jedesmal neue Organismen liefern, muß man sich zur Zeit mit vagen Vermutungen begnügen. Ausführungen hierüber sind vor der Hand wertlos.

Am Ende angelangt, will ich noch die gewonnenen Resultate über die künstliche Parthenogenese kurz besprechen.

Die Untersuchungen von Tichomirow, von R. Hertwig, Loeb, Delage usw. haben gezeigt, daß es möglich ist, gereifte und befruchtungsbedürftige Eier ohne vorausgegangene Befruchtung, bloß durch Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizen zur weiteren Entwicklung anzuregen. Bestimmtes über die Art und Weise der Wirkung dieser Reize wissen wir bis jetzt noch nicht.

Ähnliches wurde auch von Calkins und Woodruff an den Protozoen erzielt. In Momenten starker Depression konnte Calkins den Conjugationstrieb der Infusorien — in vorliegendem Falle *Paramaecium* — durch chemische Einwirkungen rückgängig machen. Woodruff gelang es, eine zum physiologischen Tode neigende Kultur von neuem zu beleben, indem er die Nahrung wechselte oder durch Chemikalien auf die Kultur einwirkte. Ziehen wir das früher über die parthenogenetische Entwicklung bei der cyklischen Fortpflanzung Gesagte in Betracht und vergleichen wir die dort gewonnenen Anhaltspunkte mit den Verhältnissen bei der künstlichen Parthenogenese, so ergibt sich, daß in den beiden Fällen verschieden alte germinative Zellen sind, welche die Fortpflanzung weiter besorgen. Im ersten Fall, d. i. bei der parthenogenetischen cyklischen Fort-

pflanznng, sind es Depressionszellen, welche noch selbst regulationsfähig sind, im zweiten Fall, d. h. bei der künstlicben Parthenogenese, sind es Zellen, welche am Ende einer Zellgenerationsfolge steben und ohne das Herantreten der Befrncbtnng oder der Einwirkung äußerer Agentien unfehlbar zugrunde geben werden. In beiden Fällen haben wir also Vorgänge, welche, wenn auch prinzipiell nicht verschieden sind, docb gradnell auseinander zu halten sind.

Im Anscbluß an diese Ansfübrnngen möchte ich die Parthenogenese der Bieneneier anführen. Wie bekannt, werden ein nnd dieselben Bieneneier, je nacb den Umständen befruchtet (Arbeiterinneneier), oder sie werden beim Ausbleiben dieses letzten Vorganges zur weiteren parthenogenetiscben Entwicklung (Drobneneier) befäbigt. Die eigenartigen Fortpflanzungserscheinnngen, welche sicb in dieser Hymenopteren-Familie abspielen, stehen von den Vorgängen bei der cyklischen Fortpflanzung ganz abseits. Denn bei den Bienen sind es befrucbtungsbedürftige, also tief depressionierte und folglicb nicht mebr selbstregulationsfäbige Eier, welcbe trotzdem beim Ansbleiben der Befruchtung sich weiter normal entwickeln können. Wie sind diese merkwürdigen Verbältnisse und scbeinbar so schwerwiegenden Ausnahmen zu erklären? Haben wir vielleicht bei der Partbenogenese der Bienen nicht mit ganz äbnlicben Vorgängen, wie sie sich bei einer künstlichen Parthenogenese abspielen, zu tnn? Diese Möglicbkeit babe ich schon früher aus Anlaß von anderen theoretischen Betrachtungen in einer meiner Arbeiten [1]) ausgesprochen. In der Tat, wie bei der künstlichen Parthenogenese, so sind es auch bei den Bieneneiern genau vergleicbbare germinative Zellen, welche in Betracht kommen. In beiden Fällen haben wir Zellen, welche an der Endreihe einer Zellengenerationsfolge stehen. Das parthenogenetiscbe Bienenei ist somit nach dem früber bei der künstlichen Parthenogenese Gesagten nicht obne weiteres mit denjenigen germinativen Zellen, welche die parthenogenetischen Eier der cyklisch sich fortpflanzenden Tiere darstellen, vergleicbbar. Auch hier ist, wenn nicbt ein prinzipieller, so doch ein wichtiger gradueller Unterscbied vorhanden. Wenn aucb bei den Hymenopteren sicb alle Übergänge zwischen den extremen Znständen von Parthenogenese der Bienen nnd der cyklischen Fortpflanzung auffinden lassen, die Ausnahmestellung der Bienenparthenogenese bleibt trotzdem bestehen. Icb möcbte mich hier nur beschränken, dieselbe hervorzuheben unter Hinweisung der vorhandenen Ähnlichkeit zwischen

[1]) Eibildung bei *Paludina vivipara* etc.

den parthenogenetischen Geschlechtszellen der Bienen und dem Zustand der Fortpflanzungszellen bei der künstlichen Parthenogenese. Ich möchte mich hier nicht einlassen auf die Frage, ob diese Ähnlichkeit auch noch tiefergehender Natur ist, wie es mir wahrscheinlich erscheint. Anhaltspunkte darüber fehlen noch gänzlich und die diesbezüglich ausgesprochenen Vermutungen werden vor der Hand belanglos sein.

München, den 25. Januar 1907.

Literaturverzeichnis.

1882 Bütschli, O.: Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Bd. V p. 64.

1889 —: Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

1902a Calkins, Gary N.: Studies on the Life-history of Protozoa. I. The Life-Cycle of Paramaecium caudatum. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organ. Bd. XV.

1902b —: Studies on the Life-history of Protozoa. II. The Effect of Stimuli on the Life-Cycle of Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenk. Bd. I.

1902c —: Studies on the Life-history of Protozoa. III. The six Hundred an Twentieth Generation of Paramaecium caudatum. Biol. Bull. Bd. V.

1904 —: Studies on the Life-history of Protozoa. IV. Death of the A-Series of Paramaecium caudatum. Conclusions. Journ. of Exper. Zool. Vol. I.

1882 Cholodkowsky: Tod und Unsterblichkeit in der Tierwelt. Zool. Anz. Bd. V p. 264.

1883 Goette: Über den Ursprung des Todes. Hamburg und Leipzig. 81 S.

1904 Goldschmidt, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. XXI. Anat.

1889 Hertwig, R.: Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Kl. II Bd. VII Abt. I.

1892 —: Über Befruchtung und Konjugation. Verh. d. deutsch. Zool. Ges.

1899 —: Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Heft I.

1900 —: Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Heft I.

1902a —: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 32 Heft I.

1902b u. 1903 —: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1. Nov. 1902 u. 19. Mai 1903.

1903c —: Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. XXIII Nr. 2.

1904 —: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Festschr. f. Haeckel. Jena (G. Fischer).

1905 —: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. in Breslau.



Lith.Anst.v.Johannes Arndt, Jena

1906a —: Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Centralbl. Bd. XXVI.

1906b —: Über die Ursache des Todes. Öffentl. Vortrag, 7. Dez. (Erschienen in Allgem. Ztg. Nr. 288—289).

1906 Issakowitsch, Al.: Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphnoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.

1901 Kasanzeff, Wl.: Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Inaug.-Diss. Zürich.

1892 Kerhervé, de: De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies. Mém. soc. Zool. France. Tome V.

1888 Maupas, E.: Sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. Bd. VI Ser. II.

—: Le rajennissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. Bd. VII Ser. II.

1884 Minot, S.: Death and Individuality. Science Vol. IV Nr. 90 p. 398—400 (New-York).

1884 Möbius: Das Sterben der einzelligen und der vielzelligen Tiere vergleichend betrachtet. Biol. Centralbl. Bd. IV p. 389.

1897 Nussbaum, M.: Entstehung des Geschlechts bei Hydatina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49.

1907 Popoff, M.: Eibildung bei Paludina vivipara. Chromidien bei Paludina und Helix etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

1897 Verworn, M.: Allgemeine Physiologie.

1880 Weismann, A.: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. I. Über die Fortpflanzung der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33.

1882 —: Über die Dauer des Lebens. Jena. Tageblatt der 54. Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte in Salzburg.

1884 —: Über Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung. Jena. 85 S.

1905 Woodruff, Loraxn Loss: An experimental Study on the Life-history of Hypotrichus Infusoria. Journ. of exper. Zool. Vol. II Nr. 4.

Tafelerklärung.

Tafel IV.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Zeiss'schen Zeichenapparat, Oc. 1 Obj. 7 (nur Fig. 19 u. 20 mit Obj. 3) bei normaler Tubuslänge auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet.

Fixierung — Pikrinessigsäure; Färbung — Boraxkarmin.

Fig. 1. Normale *Stylonychia mytilus.*

Fig. 2—10. Stylonychien in Depressionszustand, aus Kulturen stammend, welche sich durch Selbstregulation erholen konnten. In allen Figuren tritt die starke Vergrößerung der Macronuclei und die meist stattgefundene Vermehrung der Micronuclei sehr scharf hervor. — Fig. 8 u. 10. Zerstückelung der vergrößerten Macronuclei.

Fig. 11—13. Stylonychien in Depression aus einer Kultur, welche mit Conjugation endete. Die große Parallele zwischen den Kernverhältnissen dieser conjugationsreifen Tiere (Vergrößerung der Macronuclei und Teilung der Micronuclei) und den Depressionstieren in Fig. 2—10 ist augenspringend. — In Fig. 12 Zerstückelung der Macronuclei und Teilung der Micronuclei (vgl. Fig. 8 u. 10).

Fig. 14—20. Paramaecien in Depression, aus einer Kultur, welche mit Conjugation endete.

Fig. 14. Normales *Paramaecium caudatum.*

Fig. 15 u. 16. Depressionstiere mit vergrößertem Macronucleus. Austritt von Chromatin aus dem Kern. In Fig. 15 Teilung des Micronucleus.

Fig. 17 u. 18. Zerstückelung des Macronucleus (vgl. Fig. 8, 10, 12). In Fig. 17 achromatische Teile in dem Macronucleus.

Fig. 19. Ein Depressionsparamaecium mit enorm vergrößertem Macronucleus.

Fig. 20. Conjugierende Paramaecien. Die starke Vergrößerung der Macronuclei weist darauf hin, daß die Tiere sich in Depression befinden (vgl. mit den übrigen Figuren).

Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. u. *Mastigina setosa* n. sp.

Von

Dr. Richard Goldschmidt.

(Hierzu Tafel V—IX und 20 Textfiguren.)

Inhalt.

Einleitung.

Ein glücklicher Zufall gab mir Gelegenheit, mich mit der Lebensgeschichte zweier neuer Arten von Mastigamöben zu befassen, die ich bis zu einem gewissen Grade aufzuklären vermochte, worüber auch bereits in einer vorläufigen Mitteilung kurz berichtet wurde (Goldschmidt 1907). Die betreffenden Formen fanden sich in einer zu Kurszwecken benutzten Kultur von *Spirostomum*, die Herr Kollege Neresheimer im letzten Sommer aus einem Torfstich in der Nähe von Seehausen am Staffelsee mitgebracht hatte. Sie treten dort — wenigstens gilt das für die erste Art — in so ungeheuren Mengen auf, daß eine Zeitlang beliebig viel Material zur Verfügung stand. Dazu fanden sich die Tiere in einer lebhaften Fortpflanzung begriffen, so daß es möglich war, wenigstens für die eine Art den vollständigen Cyklus festzustellen, ohne die bei Schlammbewohnern so unsicheren Dauerkulturen. Die zweite Art kam neben der ersten immer nur vereinzelt vor, so daß ihre Lebensgeschichte auch noch einige Lücken aufweist. Die Untersuchung wurde selbstverständlich zunächst vor allem am lebenden Objekt ausgeführt, das wegen seiner vollständigen Durchsichtigkeit auch die feinsten Strukturen im Leben erkennen läßt. Die Ergebnisse wurden dann an Präparaten kontrolliert und erweitert. Wegen eben dieser Durchsichtigkeit genügte auch die Anfertigung von Totalpräparaten mit den erfahrungsgemäß für Protozoen günstigen Methoden, also in erster Linie Pikrinessigsäurekonservierung und Boraxkarminfärbung, welche von der raffinierten Histologie so verachtete primitive Methode für Protozoenstudien immer noch an erster Stelle steht. Gute Konservierung gab auch Sublimat, weniger befriedigend Osmiumgemische, Carnoy'sche und Petrunkewitsch'sche Flüssigkeit. Schöne Färbungen liefert sehr verdünntes Delafield'sches Hämatoxylin und eine primitive Form der Van Gieson-Methode mit pikrinsäurehaltigem Hämatoxylin, die oft der Heidenhain-Färbung ähnliche Bilder liefert. Es ist noch zu bemerken, daß von der ersteren Art die meisten der zu schildernden Stadien mir in lebendem Zustand wie im Präparate hundertemal in der gleichen Weise vorlagen. Eine Ausnahme machen nur gewisse seltene Stadien, wie die Teilungsfiguren, von denen es im Text besonders bemerkt werden wird. Auch von der zweiten Art habe ich die meisten der zu besprechenden Bilder oft, wenn auch nicht so oft wie dort, gesehen.

Für mich selbst hatte die vorliegende Untersuchung ein besonderes Interesse, weil sie mir Gelegenheit gab, die Anschauungen.

die ich mir in der für die Protozoenkunde so wichtigen Chromidienfrage hauptsächlich auf Grund von Untersuchungen an Metazoenzellen und unter Verwendung der an der Protozoenzelle gewonnenen Erfahrungen gebildet hatte, selbst an der Protozoenzelle zu erproben. Es wird sich zeigen, daß diese Probleme auch hier im Vordergrunde liegen und deshalb ist es mir auch eine besondere Genugtuung, diese Arbeit dem Forscher widmen zu können, der durch die Schaffung des Chromidienbegriffes und den Nachweis der Möglichkeit der Entstehung von Tochterkernen aus solchen, der Protozoenforschung wiederum ganz neue Wege gewiesen hat, RICHARD HERTWIG, dem ich, wie so viele, die er in den 25 Jahren des akademischen Amtes wissenschaftlich und menschlich gefördert hat, ein steter Schuldner bin.

I. Historisches.

Unter Mastigamöben oder Rhizomastiginen versteht man eine Gruppe von Organismen von rhizopodenartigem Habitus, die aber durch den Besitz einer oder mehrerer Geißeln ein Bindeglied zwischen Amöben und Flagellaten zu sein scheinen. Wenn wir von dem *Podostoma filigerum* CLAPARÈDE und LACHMANN's (1857), das jetzt allgemein zu *Amoeba radiosa* gestellt wird, absehen, stammt die erste Beobachtung eines solchen Organismus von CARTER (1864), der eine nur kurze Beschreibung einer geißeltragenden Amöbe als *Amoeba monociliata* gibt. Die genaneren Kenntnisse beginnen erst mit der bekannten Arbeit von F. E. SCHULZE (1875), der eine von ihm in Graz entdeckte Form als *Mastigamoeba aspera* in die Literatur einführte. Sie ist ausgezeichnet durch spindelförmige Gestalt, fingerförmige abgerundete Pseudopodien, ein spitzes Vorderende und abgerundetes Hinterende, ein hyalines Ectoplasma und körniges Entoplasma; die lange Geißel entspringt von dem Vorderende und führt peitschende Bewegungen aus, wird auch manchmal tastend nach vorn gestreckt, oder in korkzieherartigen Wellen bewegt, kann auch erschlafft ruhen. Mit ihrer Insertionsstelle steht ein ausgezogener Fortsatz des Kernes in Verbindung, der ein klumpiger Körper ist, bei der Bewegung aber seine Form verändert, bald queroval, kugelig, eiförmig oder eckig erscheint. Beim Vorwärtskriechen treten abwechselnd rechts und links vom Geißelursprung Pseudopodien auf, die dann beim Vordringen des Tieres allmählich mehr zur Seite rücken. Der Name *aspera* wird daher abgeleitet, daß die ganze

Oberfläche des Tieres dicht mit stark lichtbrechenden Stäbchen besetzt ist, die in ihrer Form dem *Bacterium termo* ähneln. Sie liegen mit ihrer Längsachse der Rindenoberfläche parallel, nur selten stehen sie von ihr ab. Sie sind nicht zu verwechseln mit den Zöttchen. die sich auch hier wie bei vielen anderen Amöben am Hinterende des kriechenden Tieres bilden. Die nächste genauere Darstellung einer Mastigamöbe stammt von O. Bütschli (1878), der der dort als „geißeltragender Rhizopode" beschriebenen Form später (1884) den Namen *Mastigamoeba lobata* (Stein) gab und die Klebs als *M. bütschlii* neu benannte. Sie ist charakterisiert durch ziemlich geringe Größe, sehr fein zugespitzte Pseudopodien, eine oder zwei contractile Vacuolen, vor allem eine Geißel von 8—10facher Länge des Körpers, die entweder nur an ihrem äußersten Ende schraubenartige Drehungen ausführt oder in ihrer ganzen Länge hin- und herpeitscht. Die Insertionsstelle der Geißel kann langsam um den ganzen Körper herumlaufen. Die Bewegung ist meist rhizopodenhaft, manchmal aber streckt sich das Tier in die Länge, ohne die Pseudopodien einzuziehen und schwimmt dann nach Flagellatenart. Der Kern liegt dann regelmäßig am Vorderende. Bütschli erinnert dabei an Beobachtungen von Cienkowsky (1862) und Tatem (1869). Eine Anzahl neuer Mastigamöben beschrieb bald darauf Saville Kent (1880—81) und faßte sie als Ordnung unter dem Namen Rhizoflagellata zusammen. Er beschreibt *Mastigamoeba simplex* ausgezeichnet durch ein langes Pseudopodium am Hinterende, *M. ramulosa* charakterisiert durch reichverästelte Pseudopodien, welche dem Tier ein *Aeolis*-artiges Aussehen geben, als *Reptomonas caudata*, eine monadenartige Form, die mit auf der Unterseite entstehenden Pseudopodien kriecht, und als *Rhizomonas verrucosa* eine mit konischen Pseudopodien versehene meist festsitzende Form. Mit den unvollständigen Beschreibungen Kent's wird man aber wohl nie viel anfangen können. Die Kenntnisse über unsere Gruppe faßte dann Bütschli in seinem Protozoenwerk zusammen und stellte die Familie der Rhizomastigina als 1. Familie der Unterordnung Monadina auf, zu der er die Gattungen *Mastigamoeba*, *Ciliophrys*, *Dimorpha*, *Actinomonas* stellt. Die letzteren 3 Formen, die zeitweise in ihrem Leben heliozoenartig erscheinen, seien in dieser Übersicht aber beiseite gelassen, da sie sich von den eigentlichen Mastigamöben weit entfernen, vielleicht auch zu einer ganz anderen Gruppe zu stellen sind. Näheres darüber bei Cienkowsky (1876), Gruber (1882), Klebs (1892), Blochmann (1894), Kent (1880—81), Meyer (1897). Hier sei noch eine Notiz von Heider (1886) erwähnt, der mitteilt,

daß er bei *Mastigamoeba aspera* und *lobata* deutlich den Ursprung der Geißel aus dem Kern feststellen konnte.

Das Jahr 1892 bringt gleichzeitig von zwei Seiten eine wesentliche Vermehrung unserer Kenntnisse der Rhizomastiginen. Klebs gibt in seiner großen Flagellatenarbeit neue Daten an über *Mastigamoeba bütschlii*, *ramulosa* und die neu beschriebene *invertens*. Letztere ist dadurch charakterisiert, daß beim Schwimmen die Geißel nach vorn gerichtet ist, beim Kriechen nach hinten. Er beobachtete auch zum erstenmal eine Querteilung während des Kriechens. Von besonderem Interesse sind seine theoretischen Erörterungen über die Stellung der Rhizomastiginen unter den Flagellaten, auf die noch im systematischen Abschnitt zurückzukommen sein wird. Ausführliche Daten gibt er über *Dimorpha* an, auf die wir aber hier nicht eingehen. Gleichzeitig erschien Frenzel's Arbeit, die unsere Kenntnisse über diese Formen durch ausgezeichnete Beobachtungen an verschiedenen neuen Formen vermehrte. Wir müssen sie etwas genauer referieren, weil sie die eingehendsten Mitteilungen über unsere Gruppe enthält, die bisher vorliegen. Als *Tricholimax hylae* beschreibt er eine Form aus dem Enddarm der Kaulquappen von *Hyla pulchella*. Die Gestalt ist walzenförmig, das Vorderende beim Kriechen stumpf, das Hinterende in einige Läppchen ausgezogen. Das Entoplasma zeigt eine lebhafte Fontänenströmung, die in der Mitte nach vorn gerichtet ist. Der Kern liegt am vorderen Ende und scheint mit der Geißel in Verbindung zu stehen, welche nur kurz ist und keine Schwingungen vollführt. Sie hat nur Kernlänge, ist gerade oder gekrümmt und fehlte sogar bisweilen völlig. Als *Micromastix januarii* wird eine Form eingeführt, deren Geißel nicht ganz Körperlänge erreicht. Sie entspringt, ohne mit dem Kern zusammenzuhängen, am vorderen Pol von einem Zapfen und schlägt schnell in kurzen flachen Wellen. Die Pseudopodien sind kurz fingerförmig und bleiben beim Schwimmen erhalten. — *Mastigella polymastix*, die Gattung, der ich auch die eine der von mir zu schildernden Formen einreihen will, ist eine typisch amöbenartige Form, streckt nach allen Seiten fingerförmige Pseudopodien aus, von denen sie bei schneller Vorwärtsbewegung aber auch frei sein kann. Charakteristisch ist die zwischen 1 und 4 schwankende Geißelzahl. Sie treten nicht direkt aus dem Körper heraus, sondern sitzen auf einem konischen, zapfenförmigen Pseudopodium. Bei der Vorwärtsbewegung schwingt nur die nach vorwärts gerichtete Geißel lebhaft. „Liegt das Tier am Fleck, so braucht die Tätigkeit der Geißel nicht aufzuhören; sie schwingen entweder, wenn auch langsam, weiter, oder sie wechseln in blitz-

schnellem Sprunge ihren Ursprung, indem der sie tragende Zapfen bald hierhin bald dorthin wandert, eine Bewegung, die oft so lebhaft ist, daß man kaum imstande ist, die Anzahl der Geißeln festzustellen. . . .“ Der Kern liegt central und hat mit dem Geißelursprung gar nichts zu tun. Die scharfe Körperkontur deutet auf eine dichtere Hautschicht hin. Das Ectoplasma ist feinkörnig, das Entoplasma mit Fettkügelchen und Algen angefüllt. — *Limulina unica* ist dadurch charakterisiert, daß sie die Geißel am Zöttchen tragenden Hinterende trägt. Die Gestalt ist amöbenartig, die Pseudopodien stülpen in der Mitte einen Bruchsack aus, von dem ein schlankerer Abschnitt ausgeht. Die Geißel ist träge, kann nicht zur Fortbewegung dienen und endigt stumpf, fast mit einem kleinen Knöpfchen. Zwei abwechselnd sich contrahierende Vacuolen sind vorhanden. — *Mastigina chlamys* ist die Form, der die zweite der hier zu schildernden Amöben besonders nahe steht. Die Form ist im Ruhezustand die einer flach gedrückten Kugel, bei der Bewegung walzenförmig mit dem dickeren Ende nach vorn, während am Hinterende einige Lappen entstehen. Gewöhnlich schwimmt der Organismus mit der Geißel voran nach Flagellatenart. Die Geißel entspringt aus dem am vorderen Pole liegenden Kern und mißt beim erwachsenen Tier die doppelte Körperlänge, bei jüngeren Individuen hat sie schon dieselbe Länge und ist bis 10 mal so lang wie das Tier. Sie kann wie eine Flagellatengeißel schwingen und kann mit dem Kern unter der Oberfläche nach einer anderen Stelle wandern. Über dem Kern wölbt sich ein von der Geißelbasis durchsetzter Plasmazapfen vor, der, wenn der Kern wandert, noch eine Zeitlang neben dem Kern bestehen kann. Das Hauptcharakteristikum dieses Tieres ist aber die merkwürdige Hautschicht. Sie ist 2 μ dick, wenig lichtbrechend und deutlich quergestreift. Am Schwanzende verdünnt sie sich beträchtlich oder fehlt ganz. Daß die Querstreifung der Hautschicht auf einem Stäbchensaum beruhe, lehnt Verfasser ausdrücklich ab. Bisweilen wurde auch die Bildung von langen, spitzen heliozoenartigen Pseudopodien beobachtet, besonders bei jungen Tieren, bei denen sie dann hin und herpendelten. Von Vacuolen findet sich entweder eine einzige contractile oder mehrere nicht contractile. Das dichte Plasma ist mit Fettkügelchen und Nahrung gefüllt. — *Mastigina paramylon* erscheint mehr flagellatenförmig und ist nur durch den „Maulbeeranhang“ am Hinterende als Mastigamöbe gekennzeichnet. Die Geißel entspringt aus dem am vorderen Pole liegenden Kern. — *Mastigamoeba schulzei* ähnelt in der äußeren Form der *M. aspera*, unterscheidet sich aber durch die langen, spitzen,

pfriemenförmigen Pseudopodien, die sich gabeln können, sogar bisweilen gefiedert erscheinen. Bei schneller Bewegung werden aber all diese Pseudopodien eingezogen. Die lange Geißel entspringt aus dem Kern, der länglich ausgezogen ist und unter der Oberfläche am Vorderende des Körpers liegt. Die Körperoberfläche ist dicht mit Stäbchen bedeckt, die gewöhnlich unter einem spitzen Winkel zur Oberfläche stehen und zwar gruppenweise nach verschiedenen Richtungen, so daß eine schachbrettartige Anordnung entsteht. Auf den Pseudopodien stehen sie weniger dicht. Eine Vacuole fehlt. Gelegentlich wurde ein Exemplar mit zwei Kernen beobachtet, von denen aber dem einen die Geißel fehlte. Einmal wurde ein kugeliges Tier gefunden ohne Geißel und Kern. Statt dessen fanden sich zwei große kugelige Körper, die aus dicht liegenden Körnchen bestanden. Frenzel vermutet dahinter einen ihm unbekannt gebliebenen Fortpflanzungsmodus.

Aus neuerer Zeit sind endlich noch einige Arbeiten zu erwähnen, die dem Bilde von dieser Tiergruppe aber nichts Wesentliches mehr zufügen. So schildert Meyer (1897) ein *Mastigamoeba commutans*, die der Klebs'schen *M. invertens* sehr ähnlich ist. Interessant ist an ihr, daß die contractile Vacuole während ihrer Entstehung die hintere Hälfte des Körpers durchwandert, wobei sie alle möglichen Gestalten annimmt. Die Contraction erfolgt aber immer an einer bestimmten Stelle des Hinterendes. In einer Zusammenstellung der bis dahin bekannten Arten werden Frenzel's Beschreibungen überhaupt nicht berücksichtigt. Man hat diesen, aus welchen Gründen weiß ich nicht, ein gewisses Mißtrauen entgegengebracht. Ich freue mich, feststellen zu können, daß seine Beobachtungen vielfach mit denen, die ich an sehr ähnlichen Formen machen konnte, übereinstimmen und, wenn man von der ausschließlichen Beobachtung des lebenden Objektes absieht und der meist nur kurzen Beobachtungsdauer, durchaus zuverlässig erscheinen. Moroff (1904) beschreibt neu *Mastigamoeba radicula*, *limax*, *polyvacuolata*, *Dimastigamoeba simplex* und *agilis*. *M. radicula* ist ausgezeichnet durch ein hyalines Ectoplasma, das beim Schwimmen das Vorderende bildet und sich scharf vom körnchenhaltigen Entoplasma absetzt, nicht sehr lange Pseudopodien und zwei contractile Vacuolen von denen die eine hinten liegt, die andere wandert. Der Kern liegt an der Grenze des hyalinen Plasmas. *M. limax* zeigt ein gleichmäßiges Vorwärtsfließen unterbrochen durch ein schnelles Vorwärtsschnellen. Die ganze Formveränderung erinnert an *Amoeba limax*. Die Geißel von 2—3 facher Körperlänge entspringt vom Kern und wandert mit ihm bei Wechsel

der Bewegungsrichtung unter der Körperoberfläche. Die contractile Vacuole wird mit dem Plasmastrome herumgeführt und systoliert an verschiedenen Stellen. *M. polyvacuolata* ist gekennzeichnet durch den Besitz zahlreicher Vacuolen, von denen immer einige zusammenfließen und sich dann entleeren. Der Körper erscheint knorrig, die Geißel kaum länger als der Körper. Bei der zweigeißeligen *D. simplex*, die ein Zwischenglied zwischen *Rhizomastiginen* und *Bodoninen* darstellen soll, wurde die Zweiteilung beobachtet, ebenso bei der *D. agilis*, die sehr lebhaft schwimmen kann und vor der Teilung keine Ruhepause macht wie *D. simplex*.

Schließlich hat in jüngster Zeit Bürger (1906) einige Mitteilungen über Mastigamöben gebracht. Er beschreibt *Mastigamoeba eilhardi* als ausgezeichnet durch ein großes konisches, nach vorn gerichtetes Pseudopodium, auf dessen Spitze die Geißel sitzt. Am Hinterende entspringen viele kleine kammförmige Pseudopodien, die auch verästelt sein können. Dazu können noch seitliche fingerförmige Pseudopodien kommen. Die Geißel scheint mehr zum Tasten als zur Bewegung zu dienen und ist von dem großen im Entoplasma gelegenen Kern unabhängig.

Im vorstehenden wurden nur die wichtigsten Mitteilungen über Mastigamöben besprochen. Dazu kommen allerdings noch eine ganze Anzahl mehr gelegentliche Nachrichten und kleinere Mitteilungen wie die von Stokes (1886, 1888, 1889), Gourret u. Roser (1888), Pénard (1890), Prowazek (1900, 1903). Hier sei nur zum Schluß noch eine Angabe von K. C. Schneider (1905) erwähnt, der mitteilt, daß er Gelegenheit hatte, eine Mastigamöbe zu beobachten, die er als *M. aspera* Schulze betrachtet. Seiner Beschreibung und Abbildung nach hatte er die hier als neue Art beschriebene *Mastigina setosa* vor sich, die er somit entdeckt hat. Eine nähere Schilderung gibt er nur von den Borsten, auf die wir späterhin zurückkommen werden. Es erhellt aus vorstehendem wohl, daß die bisherigen Kenntnisse von dieser Tiergruppe noch recht dürftige sind.

II. Das vegetative Leben der Mastigella vitrea und Mastigina setosa.

Wenn ich nunmehr dazu übergehe, meine Beobachtungen an *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. zu schildern, so will ich dies tun, ohne vorher die Berechtigung der Aufstellung

dieser neuen Arten und ihrer Einreihung in die FRENZEL'schen Genera zu erörtern. Um Wiederholungen zu vermeiden und in Anbetracht dessen, daß dies neben der Aufhellung der Lebensgeschichte dieser Form eine mehr untergeordnete Frage ist, sei dies bis zum Schluß des speziellen Teiles für einen besonderen systematischen Abschnitt aufgespart.

1. *Mastigella vitrea.*

Wie der Speziesname der ersteren Form besagt, ist sie auf den ersten Blick charakterisiert durch ihre ganz außerordentliche Durchsichtigkeit. Sie wird nur selten vermißt, oder richtiger gesagt, getrübt, wenn das Tier sich so vollgefressen hat, daß die stark lichtbrechenden Nahrungsteile eine Untersuchung verhindern, hier und da auch, wenn die später zu besprechenden lichtbrechenden Körnchen sich in besonders reichem Maße vorfinden. Abgesehen von diesen Fällen wüßte ich kein Protozoon, das sich mit *Mastigella* messen könnte. Die feinsten Details, z. B. der Kernstruktur, lassen sich am lebenden Objekt ohne jede Pressung enthüllen. Es hat dies auch eine allgemeine Bedeutung im Hinblick auf die jetzt besonders in Histologenkreisen beliebte Überkritik in der Beurteilung der fixierten Präparate. Ich kann versichern, daß die zartesten Strukturen, die im Leben zu erkennen waren, wie z. B. das schöne konzentrische Wabenwerk, das der Kern in gewissen Stadien aufweist, im fixierten Präparat nach Anwendung der gebräuchlichen Reagentien auf das allergenauste das Bild des Lebens wiederholten. *Mastigella* gehört mit zu den größten unter den bekannten Geißelamöben. Im Ruhezustand maß ich an erwachsenen Tieren bis zu 125 μ Durchmesser, bei wandernden Tieren einen Längendurchmesser von über 150 μ bei 40 μ Breite. Im Zustand völliger Ruhe, in dem man sie allerdings nur direkt nach der Übertragung auf den Objektträger findet, hat sie annähernd Kugelgestalt. Das Protoplasma erscheint dabei völlig einheitlich, bis zum Rand mit den verschiedensten Inhaltskörpern durchsetzt, nirgends etwa in ein Ecto- und Entoplasma gesondert. Lange kann man sie aber so nicht beobachten. Bald sieht man am Rande unter den Körnchen des Protoplasma einen Tumult entstehen und an dieser Stelle bricht plötzlich ein breiter hyaliner Saum hervor und zwar nicht gleich in voller Breite, sondern von einem Punkt beginnend löst er sich sozusagen fortschreitend vom übrigen Plasma ab. Dies geschieht gleichzeitig an mehreren Stellen des Körpers, so daß das Tier schließlich von einer Anzahl breiter und völlig hyaliner Buckel umgeben ist. Erst nach einiger Zeit sieht man auf

der Spitze eines solchen Buckels kleine zapfenartige Psendopodien sich vorwölben, wie es in Textfigur A nach dem Leben gezeichnet ist und bald verbraucht sich der ganze Bnckel zur Bildung eines Büschels von Psendopodien. Diese sind zunächst kurz fingerförmig, strecken sich dann mehr in die Länge und können bald plumper, bald feiner werden. Dies Spiel tritt nun auf der ganzen Oberfläche des Tieres ein, das nun bald in der Art wie viele Amöben seine Pseudopodien nach allen Seiten ausstreckt, wie es das Habitusbild Fig. 2 Taf. V sehr schön zeigt. Die Form der Pseudopodien, die nie wesentlich länger werden, als hier abgebildet, wechselt dabei fortwährend, ohne daß im Protoplasma irgend eine Strömnng wahrzunehmen wäre. Bald werden sie an einer Stelle eingezogen zu einem hyalinen Bnckel, der wieder verschwindet, oder von der Oberfläche des Tieres zu einer anderen Stelle wandert, bald werden einzelne eingezogen und an derselben Stelle wieder andere vorgestreckt. Dann wölbt sich anch einmal ein langer konischer Zapfen hyalinen Plasmas nach einer Seite vor, an dessen Rändern Psendopodien gebildet werden, so daß es den Anschein hat, als ob das Tier nach dieser Richtung fließen wolle. Er wird aber ebenfalls wieder eingezogen. Von einer bestimmten Richtnng, die die Pseudopodien zum Körper einnehmen, kann man natürlich hier nicht reden, ebensowenig wie man in der üblichen Weise sie als einfach oder an der Basis verästelt bezeichnen kann. Isolierte Pseudopodien sind einfach, wölbt sich aber das Ectoplasma, auf dem sie stehen, im ganzen vor, dann erscheint ein großes peripher verästeltes Pseudopodium und gelegentlich beobachtet man anch, daß ziemlich weit peripher an einem fingerförmigen Psendopod sich ein Seitenast bildet. So kann das Spiel lange Zeit, tagelang, weitergehen, ohne daß dabei die *Mastigella* ihren Ort verändert. Ich fand sie bisweilen nach 24 Stnnden, die sie nnter einer 2 mm Immersion sich befand, noch an derselben Stelle des Gesichtsfeldes, manches Mal nnr eine ganz kleine Strecke entfernt. Während dieser Zeit findet sich die Geißel an irgend einer Stelle der Körperoberfläche, ihr genaneres Verhalten soll aber erst später im Zusammenhang geschildert werden.

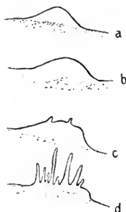


Fig. A.

Nicht immer hält aher die Ruhe so lange an, sondern unser Tier hegiht sich auf die Wanderschaft. Der Habitus, den es dahei annimmt, ist gut aus den Fig. 3 nach dem Lehen und 38 und 39 nach Präparaten zu erkennen. Znnächst wölht sich ein hreiter, hyaliner, konischer Lappen vor, auf dessen Spitze die Geißel wandert nnd mit dem anf diese Weise markierten Vorderende fängt das Tier zu kriechen an. Dabei hat der vorausgehende ganz hyaline, also rein ectoplasmatische Teil einen bedentenden Umfang, etwa ein Viertel der Gesamtlänge. An seiner Seitenwand bilden sich während des Kriechens — die Geißel nimmt an der Bewegung gar keinen Anteil — ahwechselnd kürzere oder längere fingerförmige Psendopodien, die aher erst eine Strecke weit hinter dem vordersten konischen Zapfen beginnen. Ihre Zahl ist aber nie sehr groß; meist sind sie in der Richtung der Bewegung ausgestreckt und werden nach kurzem Bestand wieder eingezogen und durch neue ersetzt. An den Seiten des Körpers, der oft viel länger noch als in den Ahhildungen, fast wurmartig. ausgezogen ist, werden nur selten vereinzelte Psendopodien ausgestreckt nnd wieder eingezogen. Das Hinterende erscheint hingegen öfters in der schönen Weise morgensternartig mit Psendopodien hedeckt, wie es Fig. 3 nach dem Leben und 38 nach einem Präparat zeigt. In diesen Fällen erscheint es wie eine einheitliche Kugel und durch eine Ringfurche vom übrigen Körper ahgesetzt. Diese Form ist aber nur bei langsamer Bewegung zn erkennen, bei schnellerer werden nur einige wenige Psendopodien am Hinterende gebildet und hei sehr schneller sind nur einige stumpfe Lappen am Hinterende zu sehen, wie z. B. Fig. 39 zeigt. Gelegentlich findet man dann auch das Hinterende in einige feine Spitzen ansgezogen, die in vergröherter Form dasselhe darstellen, was man als Spitzchenbesatz usw. von vielen kriechenden Amöben, hesonders schön bei *Pelomyxa* ausgebildet, kennt (Fig. B). Die Bewegung ist eine stetige kriechende oder gleitende, verursacht durch die Strömnng des Protoplasmas. Dies führt uns dazu, auf dieses selhst jetzt einen Blick zu werfen.

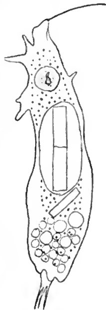


Fig. B.

Das ohne Einlagerung von Fremdkörpern oder Körnchen völlig durchsichtige Protoplasma ist im Ruhezustand gleichmäßig strukturiert und nur, wenn Pseudopodien ausgestreckt werden, ist ein Ecto- und Entoplasma getrennt. Die Trennung ist um so schärfer, je körnchenreicher das letztere ist. In letzterem Fall erscheint das Entoplasma manchmal als eine scharf konturierte Kugel vom Ectoplasma abgesetzt (Fig. C). Auch bei Tieren auf der Wanderschaft erscheint die Grenze am vorderen Ende oft als eine scharfe spitzwinklig nach vorn geknickte Linie. Das Entoplasma ist fast immer — nur bei ganz jungen Tieren wird es vermißt — reichlich von großen und kleinen Vacuolen durchsetzt. In besonders großen liegen mehr oder weniger verdaute Nahrungsbestandteile, die übrigen sind einfach von einer durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt (Fig. 2, 3). Stets im Entoplasma liegen ferner der Kern, die contractile Vacuole und andere, bald zu besprechende Einschlußkörper. Es ist außerdem der Sitz der Strömung, oder richtiger gesagt, sie ist in ihm am stärksten, da man nicht annehmen kann, daß das pseudopodienbildende Ectoplasma unbeweglich ist, wenn auch der Mangel an Körnchen die Strömung selbst nicht erkennen läßt. Wir werden allerdings später sehen, daß die Ectoplasmabewegung im wesentlichen wohl passiv ist. — Sehr stark ist sie übrigens im Entoplasma auch nie. Bei nichtwandernden Tieren besteht sie bloß in einem explosionsartigen Einbrechen eines Entoplasmastromes in die breite Basis einer frisch gebildeten Pseudopodiengruppe, dann herrscht sogleich völlige Ruhe, auf der Wanderung ist es eine sehr langsame und kontinuierliche Fontänenbewegung.


Fig. C.

Von der feineren Struktur des Protoplasmas ist im Leben für gewöhnlich nicht viel zu sehen, da es eine ziemlich gleichmäßige Lichtbrechung zu besitzen scheint. Nur in einem Moment im Leben, im Beginn der Encystierung, tritt, wie wir später schildern werden, die feinere Struktur plötzlich hervor und zwar in der gleichen Weise, wie sie im gefärbten Präparat zu beobachten ist. In Fig. 31 ist das Vorderende eines Tieres abgebildet, das im Begriff steht, sich

auf die Wanderschaft zu begeben und zwar bei sehr starker Vergrößerung. Da sieht man, daß das Ectoplasma aus einem außerordentlich feinen und gleichmäßigen Wabenwerk besteht, während das Entoplasma eine viel gröbere und wegen der stärkeren Färbbarkeit seiner dicken Wabenwände undeutlichere Schaumstruktur aufweist. Was aber besonders interessant erscheint, ist, daß von dem Entoplasma aus durch das Ectoplasma hindurch feine aber sehr deutliche fadenartige Stränge ziehen, die in die Pseudopodien eintreten und deren Achse bis zur Spitze durchsetzen. An der gezeichneten Stelle sieht man diese Achsenfäden in allen Stadien ihrer Bildung. Links erstrecken sich drei geradenwegs zur Körperoberfläche, auf der sich aber noch keinerlei Pseudopodien gebildet haben, wo sich aber nach dem im Leben Beobachteten beim Kriechen weiterhin solche bilden werden. Nahe der Spitze sieht man zwei kleine höckerförmige, gerade beginnende und rechts zwei ausgebildete Pseudopodien, alle im gleichen Verhältnis zu den Achsenfäden. Es wäre natürlich sehr interessant, näher das Verhältnis dieser Achsenfäden zum Entoplasma festzustellen, d. h. zuzusehen, ob sie aus einer Reihe Waben, oder wenigen längsgezogenen Alveolen bestehen oder nur aus der Substanz der Wabenwände. Ich vermochte bei der Feinheit der Strukturen, um die es sich hier handelt, aber nichts Bestimmtes darüber festzustellen, neige aber mehr der letzteren Meinung zu. Natürlich darf man sich die Achsenfäden nicht so vorstellen wie etwa bei einem Heliozoon. Starre Gebilde können sie bei ihrer Fähigkeit auszuwachsen und schnell wieder zu verschwinden nicht sein. Daß ihnen aber trotzdem eine gewisse Festigkeit zukommen muß, ist bei der ihnen zukommenden physiologischen Bedeutung wahrscheinlich. Auf diesen Punkt will ich aber erst später bei Besprechung der Bedeutung der Geißelstrukturen im 3. Abschnitt eingehen, da diese beiden Kapitel auf das engste miteinander verknüpft sind. Ich möchte nur noch bemerken, daß die eben gegebene Schilderung keine zufälligen Befunde darstellt, sondern an guten Präparaten und zum genauen Studium genügend flach ausgestreckten Tieren stets in der gleichen Weise zu beobachten ist.

Bei der lebenden Amöbe erscheint die Oberfläche des Körpers von einer sehr scharfen Grenzlinie umsäumt, die bisweilen auch einen leicht grünlichen Schimmer haben kann. Es frägt sich, ob wir hier von einer Art Pellicula reden wollen. In der Tat müssen wir eine solche, wenn auch sehr labile Struktur annehmen; ihr Vorhandensein tritt besonders deutlich beim Beginn der Pseudopodienbildung hervor,

wo das charakteristische an einer Stelle beginnende Loslösen des Ectoplasmabuckels von ihr bedingt zu sein scheint. Sie überzieht auch alle Pseudopodien, muß also entweder sehr dehnbar sein oder ständig neugebildet und wieder eingeschmolzen werden. Daß die Beobachtnng im Leben nicht auf Täuschung beruht, beweisen auf das deutlichste die Präparate. In diesen sieht man auf das schönste die Pellicula als scharfe Linie, wohl zu unterscheiden von der äußersten Wabenschicht, dem Alveolarsaum, und am besten ist sie an den Pseudopodien zu erkennen, deren zarter Inhalt, wenn sie länger sind, bei der Konservierung leicht schrumpft und dann die gefaltete äußere Membran deutlich zeigt. Übrigens ist das Vorhandensein einer solchen Pellicula für die großen Mastigamöben nichts Ungewohntes.

Wenn ich mich nunmehr den Einschlüssen des Protoplasma zuwende, so bestehen diese natürlich in erster Linie aus Nahrungsbestandteilen. Die interessanten Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme werden erst weiter unten beschrieben werden, hier sei nur bemerkt, daß die Tiere meist mit unverdauten Nahrungsresten vollständig vollgepfropft angetroffen werden, in weit höherem Maß als dies bei den zur Abbildung gewählten Formen Fig. 2 und 3 der Fall ist. Meist liegen die betreffenden Dinge getrennt in besonderen Vacuolen, manchmal findet man aber auch alle Reste in einer riesigen Vacuole angesammelt, die den eigentlichen Körper des Tieres nur als einen sie umgebenden Saum erscheinen läßt (Fig. D). Wenn wir von der Nahrung also absehen, so müssen wir von eigentlichen Protoplasmaeinschlüssen unterscheiden die lichtbrechenden Körnchen, die Bacteroiden und die Klebkörner. Die ersteren sind sehr kleine und sehr stark lichtbrechende Körperchen, die, soweit man ihre Gestalt beurteilen kann, nicht kugelig, sondern unregelmäßig geformt sind. Sie fehlen eigentlich nie, wechseln aber in ihrer Menge außerordentlich. Manchmal sind nur wenige vorhanden, manchmal erfüllen sie auch dicht das ganze Entoplasma, wie schon erwähnt wurde. Über ihre chemische Natur vermag ich nichts auszusagen, halte aber eine Beziehung zu den nachher zu besprechenden Klebkörnern für wahrscheinlich.

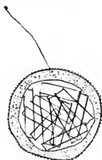


Fig. D.

Merkwürdiger sind die Bacteroiden, wenn ich diesen nichts vindizierenden Ausdruck beibehalten darf. Im Körper der *Mastigella* fehlen sie fast nie in ihrer charakteristischen Gestalt von säulenförmigen Kristallnadeln. Ihre Größe variiert sehr; bald sehen wir kurze Stäbchen von etwa 3 μ Größe, die oft in Reihen hintereinander liegen, bald längere von 10 μ. Sie liegen stets innerhalb des Entoplasmas, manchmal wie in Fig. C zahlreich auf der Grenze von Ecto- und Entoplasma. Besonders typisch ist ihre Anordnung in der Nähe des Kernes, den sie oft strahlig umgehen oder wie in ein dichtes Nest einhüllen. Sind nur wenige vorhanden, so können wir sicher sein, sie in der Nähe des Kernes zu finden; sind sie zahlreich, so liegen sie überall im Plasma zerstreut, und zwar den durch die Vacuolen bedingten Zügen des Plasmas eingeordnet, oft auch zu Bündeln vereinigt. Dabei findet man häufig Tiere, die ganz frei von ihnen sind, andere aber, die sie in geradezu unglaublicher Weise beherrschen, so daß man besonders in der weiteren Umgebung des Kernes kaum das Plasma sieht, in das sie eingebettet sind. Ihre Verteilung in den verschiedensten Lebenszuständen ist auf den meisten Abbildungen zu erkennen und bedarf deshalb keiner weiteren Erläuterung. Im lebenden Tier fallen sie sogleich durch ihren matten seidigen Glanz auf, im Präparat erscheinen sie durch Kernfarbstoffe mittelstark gefärbt. Irgend eine feinere Struktur an ihnen wahrzunehmen gelang weder im Leben noch im Präparat, sie erschienen stets gleichmäßig homogen. Natürlich bemühte ich mich, irgend eine Gesetzmäßigkeit ihres Auftretens und ihrer Menge herauszufinden; das einzige Resultat in dieser Beziehung ist, daß ich sie in besonders großer Menge in den Teilungsstadien auffand, und dies regelmäßig.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß wir es hier mit denselben Bildungen zu tun haben, die schon lange aus verschiedenen Rhizopoden bekannt sind; so vor allem aus *Pelomyxa*, wo sie unter den verschiedensten Bezeichnungen als die Glanzkörper umlagernd beschrieben werden. Ich kann aus eigener Anschauung bezeugen, daß diese Stäbchen und Bacteroiden der *Pelomyxa*, abgesehen von der geringeren Größe, den hier beschriebenen Dingen völlig gleichen. Vollständig identisch sind sie mit den von Gruber (1884) für *Amoeba binucleata* angegebenen und für kommensale Pilzfäden erklärten Stäbchen, eine Ansicht, der sich auch Schaudinn (1895) anschloß. Da diese Amöbe (oder wohl besser *Pelomyxe*) auch in meiner Mastigamöbenkultur in Mengen vorkam, konnte ich mich von der völligen Identität der Bildungen überzeugen. Über ihre Natur wage ich

aber kein bestimmtes Urteil abzugeben, da Versuche, sie auf chemischem und optischem Wege zu ermitteln, mißlangen. Bei *Pelomyxa* soll es ja gelungen sein, diese Stäbchen in Reinkultur zu züchten und so als Bacterien zu erweisen. Die Bacteroiden der *Mastigella* wuchsen jedenfalls auf Agarnährboden nicht. Ihre auffallenden Beziehungen zum Kern und die Tatsache, daß sie am reichlichsten in sich teilenden großen, also sicher reichlich ernährten Tieren angetroffen werden, lassen es mir aber viel wahrscheinlicher erscheinen, daß es sich um kristallisierte Reservestoffe handelt. Dagegen wäre allerdings zu halten, daß sie später, wie wir sehen werden, in den Cysten nicht aufgebraucht werden. Eine Entscheidung über ihre Natur wird aber wohl nur auf chemischem Wege möglich sein.

Ein sehr interessanter Bestandteil des Leibes der *Mastigella* sind die Bildungen, die ich als Klebkörner bezeichnen möchte. Auf ihre Beziehungen zu Bildungen, die von anderen Mastigamöben her bekannt sind, will ich erst im 3. Abschnitt im Zusammenhang eingehen und jetzt nur die Befunde mitteilen. Es handelt sich um kleine Körner von kurz stabförmiger Gestalt (im optischen Durchschnitt sind sie kreisrund), die zwar kein konstantes Vorkommen sind, wenn sie aber vorhanden sind, eine sehr charakteristische Lage einnehmen und wahrscheinlich eine bestimmte Funktion erfüllen. Im ruhenden Tier sind sie, wenigstens nicht in ihrer typischen Lage, an der Körperoberfläche zu finden, dagegen werden sie beim wandernden Tier nie vermißt. Und zwar findet man sie hier ausschließlich am hinteren Ende. Ist dieses mit Pseudopodien bedeckt, so überziehen sie auch diese, wie sehr schön Fig. 3 u. 38 zeigt. Im allgemeinen stehen sie begreiflicherweise dabei auf deren Oberfläche weniger dicht wie an der Körperoberfläche, da sie beim Ausstrecken der Pseudopodien ja auseinandergezogen werden. Sind keine Pseudopodien vorhanden, dann haben wir das Bild wie in Fig. 39. (In diesen Figuren sind die Körner nur auf einem Teil des Hinterendes vollständig dargestellt und sind auf der ganzen Oberfläche zu ergänzen.) Die Klebkörner liegen nun nicht innerhalb des Protoplasmas, sondern oberflächlich auf der Pellicula, der sie mit ihrer Längsseite angeschmiegt sind. Die gegenseitige Anordnung in Bezug auf ihre Achse ist ganz unregelmäßig. Auch in den Fig. 54 u. 61 ist ihr massenhaftes Auftreten auf der Oberfläche kenntlich. Es fragt sich nun, wo diese Gebilde herkommen und welche Funktion sie haben. Was ersteren Punkt anbetrifft, so kann ich darüber nur Vermutungen äußern. Bei ruhenden Tieren findet man bisweilen im Entoplasma ganz ähnliche Gebilde, die vielleicht darauf schließen

lassen, daß sie von dort her an die Oberfläche wandern. Bemerkenswert ist aber vor allem eine anscheinende Beziehung der Körner zum Kern. Man findet nämlich bisweilen — aber ohne daß sich ein regelmäßiger Unterschied zwischen ruhenden und nichtruhenden Tieren feststellen ließe — den Kern umgeben von einem Kranz stets nur in einer Reihe gestellter, radiär angeordneter Stäbchen, die nach Lichtbrechung im Leben und Färbnng im Präparat genau den Klebkörnern gleichen, nur bisweilen, aber nicht immer, kleiner sind. Sie sind gut in Fig. 3, 4, 65 zu erkennen. Bei Betrachtung von der Oberfläche erscheinen sie wie vollständig regelmäßig in gleicher Distanz aufgestellte Kreischen. Ich erachte es nicht für ausgeschlossen, daß wir hier an der Kernoberfläche den Bildungsherd der Körner vor uns haben.

Was die Funktion der Körner anbetrifft, so muß ich vor allem die Bezeichnung Klebkörner rechtfertigen. Dies geschieht aus der Beobachtung ihres Verhaltens bei der Wanderung, bei der Cystenbildung nnd bei der Nahrungsaufnahme. Es wurde schon erwähnt, daß sie bei der Wanderung sich stets am Hinterende des Tieres anhäufen. Beobachtet man ein solches Tier, so kann man sich des schwer in Worten ausdrückbaren Eindrucks nicht erwehren, daß das Tier sich beim Vorwärtskriechen des Hinterendes als Stützpunkt bedient, von dem aus der Körper weitergeschoben wird, und erst dann löst sich das an die Unterlage fixierte Hinterende los und wird nachgezogen. Die Funktion, die die Klebkörner bei dieser Bewegungsart ausüben, wäre dann die gleiche wie die der Nägel an den Schuhen des Bergsteigers. Ich glaube aber, daß es nicht nur dieser Reibungswiderstand ist, in dem die Bedeutung der Körner liegt, sondern daß diese ihre Funktion noch durch eine gewisse Klebrigkeit gesteigert wird. Am Hinterende lebhaft kriechender Tiere sieht man die Körner, die am meisten hinten liegen, sich zu kleinen Tröpfchen umbilden (Fig. E), die beim Weiterkriechen oft spitz ausgezogen werden. Für diese ihre Natur spricht auch ihr Verhalten bei der Encystierung, wobei sie an der Bildung der Cystenhülle in charakteristischer Weise teilnehmen. Das nähere soll aber erst bei Schilderung dieses Vorganges dargestellt werden, um die Beschreibung nicht aus dem Zusammenhang zu reißen. Besonders schön tritt ihre Klebrigkeit bei gewissen Phasen der Nahrungsaufnahme hervor, weshalb wir uns jetzt diesem Vorgang zuwenden.



Fig. E.

Mastigella vitrea ist geradezu ungeheuer gefräßig. Neben Diato-

meen und kleinen grünen Algen bildet ihre Hauptnahrung lange Algenfäden verschiedener Arten, von denen sie schier unglaubliche Mengen bewältigen kann, aber auch Fäden von im Verhältnis zu ihrem Körper riesiger Länge. Die Art, wie diese langen Fäden aufgenommen werden, ist für unsere Form direkt charakteristisch; zu Zeiten, in denen in der Kultur große Mengen jener Nahrung vorhanden, brauchte man bloß nach den Algenfäden zu schauen, um dann der durchsichtigen, sie überziehenden Mastigellen gewahr zu werden. Das erste Ergreifen des Fadens ist in Fig. F dargestellt: in diesem Falle wurde der Faden an einem Ende ergriffen, öfters aber sah ich, daß er in der Mitte gefaßt wurde. An dem der Beute zugekehrten Hinterende entstanden zunächst lange Pseudopodien, die sich dem Faden anlegten. Ein besonders langes bog sich in diesem Falle über den Faden hinweg und hielt ihn fest wie zwischen den Schenkeln einer Zange. Und nun fließt das Plasma langsam um den Faden herum, so daß seine Spitze im Innern des Tieres liegt. Ist, wie meistens, der Faden in der Mitte ergriffen worden, so steckt er jetzt peripher in dem Tiere drin, so daß etwa das gleiche Bild entsteht, wie es eine Epithelmuskelzelle einer Hydra zeigt, wobei der Algenfaden dem contractilen Faden, die Amöbe der Epithelzelle zu vergleichen wäre. Und nun schiebt sich das Protoplasma langsam über den Faden nach beiden Seiten hinweg (Fig. G). Es beteiligt sich daran zunächst nur das Ectoplasma, das nun keine Pseudopodien aussendet. Das Hinwegschieben über den Faden erfolgt vollständig gleichmäßig wie die Ausstülpung eines Handschuhfingers, so daß der peripherste Teil immer manschettenartig abschließt (Fig. G_1). Der Körper der Amöbe wird dabei immer mehr verbraucht und überzieht, wenn es sich um lange Fäden handelt, schließlich nur als eine ganz dünne Hülle den Faden, die nur in



Fig. F.

der Mitte spindelförmig angeschwollen ist (Fig. H). Es kann dies so weit gehen, daß man den durchsichtigen Plasmaüberzug überhaupt

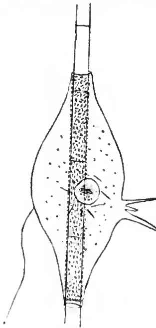


Fig. G.



Fig. G_1.



Fig. H.

nur an den Enden des Fadens, wo er stets etwas vorquillt, sehen kann. Sehr merkwürdig ist, daß während dieses Vorganges oft die Klebkörner im Bereich der Hauptplasmamasse in der spindelförmigen Anschwellung sich dicht um den Algenfaden gruppieren, ihn vollständig einhüllend (G). Wir können dies nur so erklären, daß sie die Amöbe in diesem Falle an dem Faden befestigen. Dafür spricht, daß er bis zur völligen Aufnahme des Fadens, wie die gefärbten Präparate deutlich zeigen, durch eine feine Hautschicht noch vom Plasma getrennt ist, so daß man sich den ganzen Vorgang so vorstellen muß, daß das Tier für den Faden einen Kanal bildet, der ihn umschließt und dessen Wand

erst aufgelöst wird, wenn die Beute ganz umflossen ist. Besonders deutlich tritt die Richtigkeit dieser Auffassung auch an der manschettenartigen Vorflußstelle zutage, wie die stärker vergrößerte Fig. G_1 zeigt.

Hat die *Mastigella* kleine oder mittlere Fäden aufgenommen, so verdaut sie sie in loco und hat dann für lange Zeit eine Form, wie sie die Fig. 54, 60—62 zeigen. Erst wenn der Faden ansgedaut ist, bricht er, wohl schon durch die Bewegungen des Tieres, anseinander und die leeren Zellmembranen liegen in einer oder mehreren Vacnolen beisammen, wie auch schon oben besprochen wnrde, bis sie ausgestoßen werden. Dies geschieht einfach, indem die Hautschicht über einer solchen Vacuole dünner wird und schließlich einreißt. Hat das Tier aber sehr große Fäden umflossen, so müssen diese, um verdaut zu werden, erst richtig dem Körper einverleibt werden, und dies geschieht in einer überaus merkwürdigen Weise. Schon bald nachdem der Faden ganz umflossen ist, werden wieder auf der Körperoberfläche Pseudopodien gebildet, und zwar znerst an den Enden des Fadens nnd dann allmählich überall. Nunmehr sammeln sich alle Klebkörnchen in einer Zone in der Mitte der Länge an der Körperoberfläche an, hier eine Art Gürtel bildend (Fig. J). Und nun beginnt das Plasma auf einer Seite kleine konische Pseudopodienhöcker zu bilden, auf deren Spitze je ein Klebkorn liegt (Fig. J_1). Und indem das Plasma, sichtlich mit Hilfe der Klebkörnchen sich anheftend, auf dieser Seite vorwärts wandert, während die Körner der Gegenseite wohl das Punctum fixum herstellen, wird der Faden allmählich geknickt. In Fig. J ist er bereits in der ersten Knickung dargestellt; wenn der Prozeß weiter fortschreitet, bildet der Faden ein winkliges Gerüst, zwischen dem der Körper jetzt membranartig ausgespannt ist (Fig. J_2). Schließlich ist der Faden vollständig bewältigt und einverleibt und kann verdaut werden. Der ganze Vorgang nimmt etwa 1 Stunde in Ansprnch. Die Berechtigung der Bezeichnnng Klebkörner erhellt wohl ans dieser Schilderung.

Nachdem wir so die Bestandteile des Protoplasmas nnseres Tieres kennen gelernt haben, können wir uns der Betrachtung der Geißel zuwenden. Das was bei ihrem Studium zunächst in die Augen fällt, ist, daß sie nns in zwei ganz verschiedenen Formen vor Angen tritt, wie Fig. 2 u. 3 zeigt. Im einen Fall erscheint sie als ein dünner Faden von Körperlänge oder darüber, im anderen als eine ziemlich kurze, starre Borste. In ersterem Zustand finden wir sie hauptsächlich bei Tieren im Rnhezustand (Fig. 2) und bei fressenden Tieren

(Fig. J), in letzterem teils bei ruhenden und stets bei wandernden Tieren. Im ausgestreckten Zustand sehen wir die Geißel an irgend einer Stelle aus dem Ectoplasma entspringen. An ihrem Ursprung liegt stets ein stark lichtbrechendes Körnchen. Diese Stelle nimmt keine bestimmte Lage ein, sondern wird durch die Bewegungen des

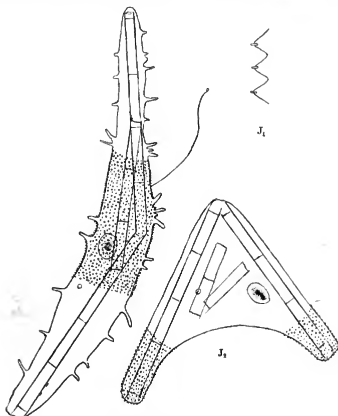
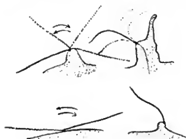


Fig. J.

Ectoplasmas bald hierhin bald dorthin verschoben, bald auf einen nicht markierten Punkt der Oberfläche, bald auf die Spitze eines Pseudopodiums. Der Geißelfaden selbst hängt in diesem Zustand schlaff in das Wasser und führt oft lange Zeit keine Bewegung aus,

abgesehen vom passiven Flottieren. Nur hier und da führt er einen plötzlichen aber recht matten peitschenartigen Schlag aus, um dann wieder still zu liegen. Charakteristisch ist, daß in diesem Zustand das äußerste Ende der Geißel stets ösenförmig umgebogen oder zu einem plasmatischen Klümpchen verdickt ist, wie die Fig. 33 zeigt, die die Geißelspitze in 3 verschiedenen Typen darstellt. Bei fressenden Tieren, die lang ausgezogen einen Algenfaden umschließen, hängt die Geißel stets in diesem Zustand irgendwo seitlich an der Körperoberfläche und führt überhaupt keine Bewegung aus (Fig. J). Von einer Funktion der Geißel kann in diesem Zustand wohl keine Rede sein.

Anders wenn sie die borstenartige Form zeigt, ein Zustand, in dem sie außer der Kürze wesentlich dicker erscheint. In dieser Form liegt sie nie ruhig, sondern befindet sich stets in aktiver oder passiver Bewegung. Die erste besteht entweder in einem ruhigen Hin- und Herpendeln mit einer Amplitude von 180°, wobei das ganze Organ borstenartig starr bleibt. Dazwischen wird einmal wieder die Stellung zum Körper durch einen schnellen Schlag um 180° gewechselt. Der Schlag ist dann so, wie wenn man eine gespannte Gerte schnicken läßt. Hier und da werden aber auch ein paar schnelle peitschenartige Schläge ausgeführt. Die passive Bewegung wird durch die ständige Verschiebung des Ectoplasmas bedingt, die die Geißel immer auf der Wanderung erscheinen läßt. Beobachtet man ein solches Tier längere Zeit, so liegt die Geißel bald am Rand in verschiedenen Lagen, bald rückt sie auf die Oberfläche hinauf und wandert wieder zu einer anderen Stelle des Randes hinüber. In Fig. K sind vier Stellungen wiedergegeben, die eine solche Geißel im Laufe von 5 Minuten einnahm. Zuerst lag sie auf der Spitze eines konischen Pseudopodiums und pendelte langsam hin und her (1); dann wurde dieses Pseudopodium weiter vorgewölbt und auf seinem Gipfel bildete sich ein fingerförmiger Lappen. Die Geißel blieb dabei seitlich liegen (2) und führte hier einige Peitschenschläge aus. Dann wurde das Pseudopodium ganz eingezogen und die Geißel saß auf einem flachen Ectoplasmasaum (3), auf dem sie dann mit plötzlichem Ruck zwischen


Fig. K.

der gezeichneten Stellung und einer um 180° gedrehten wechselte. Dann geriet sie wieder auf ein knrzes Pseudopodium (4) nnd wanderte mit diesem auf die Oberseite hinauf, wo sie sich der Untersnchung entzog.

Bei einem anf der Wandernng befindlichen Tier sitzt die kurze Geißel dagegen stets auf der vordersten Spitze des voraukriechenden Ectoplasmazapfens. Sie wird dabei meist starr in die Bewegungsrichtung gestreckt und bei schnell wandernden Tieren überhaupt nicht bewegt. Ist die Wanderung aber verlangsamt, so pendelt sie anch hier hin nud her und wird von vorfließendem Ectoplasma bald mehr nach rechts, bald mehr nach links geschoben. Will das Tier seine Bewegungsrichtung ändern, so wölbt sich auf der entgegengesetzten Seite eine Plasmamasse vor, die die Geißel in die neue Bewegungsrichtung verlagert, der dann das ganze Tier nachströmt. Die gegebene Schilderung, wie der Gesamteindruck, den man bei der Beobachtung erhält, zeigen klar, daß die Geißel der *Mastigella* für die Bewegnng des Tieres überhanpt keine Rolle spielt. Ihr ständiges Hin- und Hertasten legt den Gedanken nahe, daß es sich um ein Tastorgan handelt, eine Ansicht, die ja anch schon früher für andere Mastigamöben aufgestellt worden ist.

Es frägt sich nun, ob wir imstande sind, diese verschiedenartigen Funktionszustände miteinander in Zusammenhang zu bringen. Das Stndium gefärbten Materials ermöglicht uns dies in der Tat. Schon am lebenden Tier sieht man in günstigen Fällen, d. h. wenn die Geißel auf einem breiten und dünnen Pseudopodium sitzt, am besten bei Tieren auf der Wanderschaft, von dem lichtbrechenden Körnchen aus, das die Geißelbasis bezeichnet, eine feine Fortsetzung der Geißel in das Innere des Protoplasmas ziehen. In Fig. 3 ist dies zu erkennen, ebenso in Fig. K_2. Bei den geringen Lichtbrechungsdifferenzen zwischen dieser Bildung und dem Protoplasma ist sie im Leben nicht sehr tief zu verfolgen und von einer feineren Struktur gar nichts zn erkennen. Untersuchen wir nun aber gefärbte Präparate am besten von wandernden Tieren, die ja wegen ihres gestreckten hyalinen Vorderendes besonders günstig sind, so sehen wir von der Geißelbasis aus einen scharf gezeichneten Strang meist leicht wellig gebogen das konische ectoplasmatische Vorderende durchsetzen und im Entoplasma plötzlich enden. Die relative Größe dieser Bildung ist aus Textfigur L zu entnehmen. Sie zeigt anch, daß es sich nicht um einen einfachen Faden handelt, sondern daß der Bildung eine kompliziertere Struktur zukommt, die sich an guten Präparaten folgendermaßen aufklärt (Fig. 32). Das an der Geißelbasis liegende Körnchen erweist sich als ein Ring, der eine feine

Röhre abschließt, die im Ectoplasma nach hinten zieht, sich allmählich verjüngt und, wenigstens in dem abgebildeten Falle, in einen kräftigen gebogenen Faden ausläuft, der scharf abgeschnitten an der vorderen Grenze des Entoplasma endet. Die Röhre selbst aber wird durchsetzt von einem äußerst zarten, in Windungen gelegten Faden, der den abschließenden Ring durchsetzend in die Geißel übergeht. Hinten geht der Faden in den gemeinsamen Straug über. Daß er sich hier aber bis zum Ende des ganzen Gebildes fortsetzt, erkennt man an Präparaten, in denen die Röhre vorn kollabiert, also fadenförmig ist, hinten dagegen offen ist und so den „Achsenfaden" zeigt, wie es in Fig. L der Fall ist. Man erkennt weiterhin deutlich, daß der Achsenfaden viel dünner ist als die Geißel, wenn es sich auch wohl kaum in Zahlen wird ausdrücken lassen. Was das Hinterende des ganzen Apparates betrifft, so glaubte ich bisweilen eine Endigung an irgend einem geformten Körper zu sehen. Es erwies sich aber immer als eine Täuschung, hervorgerufen durch eine besonders deutlich begrenzte Vacuole, wie es in Fig. 31 der Fall ist. In Wirklichkeit endet der Apparat stets unvermittelt an einem Entoplasmazapfen. Die Elastizität, die der ganzen Einrichtung zukommt, erhellt sehr schön aus Präparaten, in denen das Tier gerade in dem Moment abgetötet wurde, in dem es im Begriff stand, seine Richtung zu ändern: dann erscheint die Geißelwurzel in elegantem Bogen in die neue Richtung gekrümmt (Fig. M). Nach dieser Schilderung brauche ich wohl gar nicht weiter zu betonen, daß die lange schlaffe Form der Geißel durch Ausstoßung dieses Wurzelapparates aus der borstenartigen Form hervorgeht. Die Bedeutung dieser Strukturen für das Problem der Geißelbewegung und die mutmaßliche Funktion dieses Apparates soll dann später im Zusammenhang erörtert werden.

Fig. L.



Fig. M.

Es erübrigt nunmehr nur noch einen Blick auf den Bau des Kernes zu werfen. Dieser ist ein kugeliges Bläschen von 10—15 μ Durchmesser, das im ruhenden Tier ungefähr in der Mitte liegt, bei

der Wanderung sich oft weit hinten findet. Seine ziemlich variable feinere Struktur ist in genau der gleichen Weise im lebenden wie im gefärbten Tier zu sehen. Er wird von einer deutlichen Kernmembran begrenzt, die ziemlich elastisch sein muß. Denn beim fressenden Tier beobachtet man oft, daß der Kern durch die übergroße Menge der Nahrung oder durch die sehr lange Ausziehung des Tieres gepreßt wird und dann ganz abgeflacht oder napfförmig wie ein Säugetiererythrocyt erscheinen kann. Im Innern des Kerns bemerkt man gewöhnlich eine kugelige Masse, die aus dicht aneinandergereihten feinen Körnchen besteht (Fig. 37, 38), die sich bei Färbung als chromatisch erweisen. In welcherlei Grundlage sie eingebettet sind, läßt sich für gewöhnlich nicht erkennen, erst wenn der Kern sich zur Teilung anschickt, wird das die Grundlage bildende feine Wabenwerk deutlich. Zwischen dieser aus chromatischen Körnchen bestehenden Kugel und der Kernmembran ist ein heller Raum vorhanden, in dem sich meist einige wenige chromatische Körnchen finden. Im Innern jener Kugel findet man gewöhnlich einen großen chromatischen und stark vacuolisierten Körper, ein Caryosom, wie es z. B. Fig. 38 zeigt. Alle diese Bestandteile des Kerns sind nun sehr variabel. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß es sich dabei um vegetative Veränderungen handelt, wie sie auch von anderen Protozoenkernen bekannt sind. Die Körnerkugel kann kleiner sein oder größer und je nachdem auch die äußere helle Zone bis zu ihrem völligen Verschwinden, die chromatischen Körnchen können größer oder kleiner sein. Besonders variiert das Caryosom, das vollständig zerfallen kann, wie Fig. 45 a—e zeigt. Ich habe solchen Zerfall auch im Leben unter dem Mikroskop verfolgen können; da es mir aber nicht gelang, in die verschiedenen Bilder eine Ordnung und Gesetzmäßigkeit zu bringen, so will ich mich auch nicht weiter mit ihrer Schilderung aufhalten. Die um den Kern häufig vorhandene Körnchenzone wurde bereits oben besprochen.

Es wäre schließlich noch zu erwähnen, daß *Mastigella vitrea* auch eine contractile Vacuole besitzt. Sie schlägt aber ganz außerordentlich langsam, wohl kaum mehr als einmal in der Stunde, ist im übrigen von den zahlreichen Vacuolen im Plasma so wenig verschieden, daß sie nur äußerst selten zur Beobachtung kam. Sie entleerte sich in diesen Fällen in der Nähe des Geißelursprunges.

Mastigella vitrea ist ein Schlammbewohner, der niemals an den Wänden der Kulturgefäße in die Höhe kriecht oder in höhere Wasserschichten steigt. Eine Lichtempfindlichkeit, wie sie anderen Schlammbewohnern zukommt, ist nicht vorhanden.

2. *Mastigina setosa.*

Wie bereits in der historischen Einleitung bemerkt, wurde diese Art vor nicht langer Zeit von K. C. Schneider entdeckt und abgebildet, aber fälschlich zur *Mastigamoeba aspera* gestellt. Sie unterscheidet sich von der bisher besprochenen Art sofort durch ihre viel geringere Durchsichtigkeit. Meist ist sogar ihr Plasma so mit gefressenem Material vollgestopft, daß im Innern gar nichts zu erkennen ist. In ihrer Größe gleicht sie etwa der vorigen Art, mißt, je nachdem sie ausgestreckt ist, 90—140 μ im Durchmesser. Auch hier trifft man das Tier öfters in einem Ruhezustand, in dem es annähernd kugelig erscheint und eine Unterscheidung von Ecto- und Entoplasma nicht möglich ist. Bald geht es aber in Bewegung über und nimmt dann beim Wandern die in Fig. 1 wiedergegebene Gestalt an. Das Kriechen beginnt damit, daß an einem Pole, der damit zum vorderen wird, plötzlich ein halbkugeliger Höcker hervorbricht. Er besteht aus völlig hyalinem Ectoplasma, daß sich in ähnlicher Weise, wie es für *Mastigella* beschrieben wurde, vom Entoplasma loslöst. Wir müssen hier nun schon vorwegnehmen, daß der Kern, aus dem die lange Geißel entspringt, stets am Vorderende liegt und zwar an der Grenze von Ecto- und Entoplasma, dicht unter der Körperoberfläche, an der er durch die Geißelwurzel befestigt ist. Die Vorwärtsbewegung kommt nun folgendermaßen zustande. Im Plasma tritt eine oft außerordentlich kräftige Fontänenströmung des Entoplasmas auf, die durch die vielen darin enthaltenen Fremdkörper besonders deutlich wird. Eine kurze Zeit fließt der Strom gleichmäßig nach vorn und an den beiden Seiten wieder zurück. Dann aber schießt er plötzlich ruckweise vor, um sofort wieder ins alte Tempo zurückzukehren. Durch diesen Ruck wird ein hyalines halbkugeliges Pseudopodium seitlich vom bisherigen Vorderende vorgestoßen und zwar geschieht dies bald auf dieser, bald auf jener Seite vom Vorderende (Fig. 1). Alsbald strömt aber das wieder gleichmäßig vorfließende Entoplasma nach und reißt mit sich den Kern samt der Geißel an das neue Vorderende, das nun wieder nur einen schmalen Ectoplasmasaum hat, und das Spiel beginnt von neuem. Auf diese Weise kann die Amöbe ruhig vorwärtskriechen, bis sie aus irgend einem Grund veranlaßt wird, ihre Richtung zu ändern. Dies geschieht mit einer geradezu erstaunlichen Geschwindigkeit. Zunächst wird ein ebensolches hyalines Pseudopodium vorgewölbt wie beim Kriechen, aber es flacht sich sofort wieder auf der Seite, nach der die Wendung vor sich gehen soll, ab

und seine Masse tritt an dieser Stelle wieder neu hervor und indem dies so weiter geht, wandert dies Pseudopodinm wie eine Welle über die Körperoberfläche hin. Der Kern mit seiner Geißel wandert mit der gleichen Gescbwindigkeit immer wieder nach und so ist im Augenblick ein neues Vorderende hergestellt, das jetzt eine neue Marschricbtung anfnimmt. In seinen Einzelheiten stimmt der Prozeß sehr gut mit der typischen Pseudopodienbildung überein, die RHUMBLER (1898) so schön von seiner *Amoeba limicola* beschreibt. Ich habe übrigens diese interessante Amöbe in Menge beobachtet und kann die RHUMBLER'sche Darstellung in jeder Beziebung bestätigen. Nicht immer aber wandert das Tier in dieser amöboiden Weise. Plötzlich sieht man es die Pseudopodienbildung einstellen, während die Fontänenströmung zunimmt und es resultiert daraus eine eigenartige rollende Bewegung, die sicb durch große Geschwindigkeit und Stetigkeit auszeichnet. Es scheint dabei auch die Geißel eine Rolle zu spielen.

Außer an dem Vorderende wird beim Kriechen auch am Hinterende etwas hyalines Ectoplasma sichtbar. Das Hinterende bildet nämlich beim Kriechen stets eine Anzahl mebr oder minder großer stumpfer Lappen. Sie sind in Fig. 1 und 26 zu sehen. Manchmal setzt sicb das Hinterende aber auch vom übrigen Körper wie ein Fuß ab und dann erscheinen die Lappen wie Zeben (Textfig. N). Morphologisch stellen sie wohl das gleiche dar, wie die bei *Mastigella* schon erwähnten Härchenbesätze des Hinterendes oder das was FRENZEL als maulbeerartige Anhänge bezeichnete. Physiologisch dienen sie möglicherweise als Stützpunkt bei der Bewegung. Außer den erwähnten Pseudopodienbildungen kommen bisweilen aber selten kleine warzenartige Pseudopodien vor, die aber bald wieder vergeben und für die Ortsbewegnng keine Bedeutung haben (Fig. N).

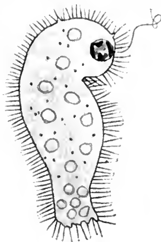


Fig. N.

Was den Bau des Protoplasmas anbetrifft, so ist im Leben hier nicht so viel zu erkennen wegen der Menge von Inhaltskörpern. Das im Leben vollständig hyalin erscheinende Ectoplasma ist im

Präparat sehr feinwabig gebaut und durch einen Alveolarsaum nach außen abgesetzt (Fig. 47b). Das Entoplasma ist sehr reich von großen und kleinen Vacuolen durchsetzt. Die großen enthalten meist mehr oder weniger verdaute Nahrungskörper, sind aber auch oft leer. Die kleinen finden sich besonders oft dicht gedrängt im Hinterende (Fig. 1), dem sie bei massenhaftem Vorkommen ein charakteristisches Gepräge geben können. Dazu finden sich noch sehr häufig im Entoplasma große Fettkugeln, oft in großer Menge. Es ist dies nicht uninteressant. Da die Nahrung bei dieser Amöbe die gleiche ist wie bei der *Mastigella*, so zeigt uns dies, wie zwei einander so nahestehende Organismen einen grundverschiedenen Stoffwechsel haben können. Denn bei *Mastigella* wurden nie fettartige Substanzen beobachtet. Da der *Mastigina* auch vollständig die Bacteroiden fehlen, so erscheint diese Verschiedenheit noch deutlicher, vorausgesetzt, daß diese Stäbchen Stoffwechselprodukte sind. Im Präparat erscheint das Entoplasma stets sehr fein gekörnt. Es scheint, daß ein Wabenwerk vorliegt, dessen Wände besonders dicht mit feinen Granulis besetzt sind, doch kann ich dies nicht mit aller Bestimmtheit behaupten.

Wir haben schon bei *Mastigella* das Vorhandensein einer Pellicula festgestellt. Noch viel besser entwickelt finden wir sie bei *Mastigina*. Hier fällt sie schon bei schwacher Vergrößerung als eine dichte, stark lichtbrechende und gelblich schimmernde Haut auf. Ihre spezifische Natur ist sehr schön nachzuweisen, wenn man das Tier preßt, wobei sie Falten bildet. Auch bei der Encystierung werden wir sie als gesonderte Membran wiederfinden. Besonders charakterisiert wird diese Schicht aber dadurch, daß sie dicht mit borstenartigen Härchen besetzt ist, denen das Tier seinen Namen verdankt. Sie besitzen eine Länge von 8—14 μ und stehen in regelmäßigen Abständen über die ganze Körperoberfläche verteilt. Sie fehlen weder den Lappen des Hinterendes noch den Pseudopodien. Sie sind nicht alle gleich lang, sondern stets ragen einige, besonders in der Nähe des Geißelursprungs durch besondere Länge hervor. Sie sind vollständig starre, fein zugespitzte Borsten, die meist senkrecht vom Körper abstehen, und nur hier und da ein wenig geneigt sind. Ihre Anordnung ist aus den Figg. 1, 26, 40—44, 76—79 zu erkennen. K. C. Schneider (1905), der unsere Form zum ersten Mal sah, gibt an, daß er auch Exemplare ohne diesen Borstenbesatz fand. Ich habe an ausgewachsenen Tieren sie aber nie vermißt. Er fand ferner in der Pellicula an der Basis jeder „Cilie“ ein stark lichtbrechendes Korn, das er als Basalkorn bezeichnet,

und glaubt, daß aus ihm die Cilie vorgewachsen ist. Kleinere Stäbchen, die er fand, vergleicht er mit den Rauhigkeiten der *Mastigamoeba aspera* und hält sie für Jugendstadien der Borsten. Ich sehe diese Dinge etwas anders. Die Borsten sind in die Pellicula eingepflanzt und zwar endigen sie unter der Pellicula mit einer feinen knöpfchenartigen Anschwellung (Fig. O). Die kurzen dicken Stäbchen, die SCHNEIDER zeichnet, konnte ich nie beobachten. Dagegen konnte ich über die Entwicklnng der Borsten folgende Beobachtung machen. Junge Tiere entbehren, wie wir später sehen werden, des Borstenkleides. In dem Stadium aber, in dem sie auftraten, findet man Tiere, deren Oberfläche dicht besetzt ist mit Körnchen, die genau das Aussehen der Klebkörner der *Mastigella* haben (Fig. 30). Aus solchen dürften dann wohl die Borsten auswachsen. Daß die Körner aber nichts mit Basalkörpern zu tun haben, werden wir später auseinandersetzen. Was die Funktion dieser Borsten betrifft, so werden sie wohl durch die so erzeugte rauhe Oberfläche bei der Bewegung des Tieres nützlich sein. Eine Eigenbewegnng haben sie nicht und bei der Nahrungsaufnahme spielen sie auch keine Rolle. Dieser wollen wir jetzt eine kurze Betrachtung widmen.



Fig. O.

Mit *Mastigella* kann sich *Mastigina* nicht an Gefräßigkeit messen, immerhin vermag sie auch relativ große Beute zu bewältigen. Sie nährt sich ebenfalls ausschließlich von pflanzlicher Nahrung, vorzugsweise Diatomeen und kleinen grünen Algen, wagt sich aber auch hier und da an größere Algenfäden heran, wenn auch nicht an solche Riesen wie *Mastigella*. In Fig. 76 ist ein Tier abgebildet mit der größten Beute, die ich beobachtet habe. Das Ergreifen der Nahrung geschieht auch hier mit dem Hinterende — *Mastigella* ergriff sie ja auch mit dem der Geißel entgegengesetzten Pole —, das die Beute umfließt. Ich habe dann öfters beobachtet, daß das Tier weiterkroch oder auch schnell davonrollte, während im Hinterende ein so langer Nahrungskörper stak, daß er wie der berühmte Balken der Schildbürger nachgeschleppt wurde. Erst allmählich wurde dann durch die Strömung des Plasmas der betreffende Körper in die Bewegungsrichtung gebracht nnd wieder ein normales Hintereude gebildet.

Von besonderem Interesse ist die Geißel der *Mastigina*, die gemeinsam mit dem Kern besprochen werden muß. Sie ist im Gegensatz zur anderen Art sehr groß und beweglich. Ihre Länge variiert sehr. Ich fand sie allerdings niemals kürzer als von etwa $1\frac{1}{2}$ facher

Körperlänge, aber auch zwei- und dreifache Körperlänge kam vor, also Geißeln von fast $^1/_2$ mm Länge. Ihre Bewegungen sind sehr verschiedenartige. Bewegt sich das Tier in einer Richtung, so wird sie gerade und starr vorgestreckt und nur das vorderste Ende macht schraubenartige Bewegungen. Eine solche Bewegungsart wurde auch schon von anderen Mastigamöben geschildert und das so dargestellt, als ob die Geißel sich dabei wie eine Schiffsschraube ins Wasser bohre. Ich glaube nicht, daß bei *Mastigina* von einer solchen Funktion die Rede sein kann, da die Vorwärtsbewegung durch die Plasmaströmung bewirkt wird. Es scheint mir nur, daß die erwähnte eigenartige Stetigkeit der Bewegnng durch die wie ein langer Schiffsschnabel vorgestreckte Geißel bewirkt wird. In der Hauptsache dürften die Bewegungen des Vorderendes tastende sein — auch für andere Mastigamöben wird eine Tastfunktion der Geißel angenommen —, wie man auch sehr hübsch beobachten kann, wie das Tier sofort seine Kriechrichtung ändert, wenn die Geißelspitze an eine Luftblase oder dergleichen anstößt. Bisweilen führt auch die ganze Geißel einige wenige Bewegungen aus, die entweder in ein paar kurzen Schlägen bestehen, die wellenförmig über die Geißel ablaufen oder in einem Zurückbiegen und nachfolgendem fahnenartigen Entrollen.

Es wurde bereits erwähnt, daß, wie bei vielen Mastigamöben, die Geißel der *Mastigina* aus dem Kern entspringt. Wie Fig. 1 zeigt, oder noch besser Fig. 46a, b und 47a ist dies sehr schön im Leben zu sehen. Die Geißel durchbohrt die Pellicula und tritt mit einem kurzen Wurzelstück zum Vorderende des Kerns. Ob dieses Wurzelstück eine Fortsetzung der ganzen Geißel oder vielleicht nur eines Teiles ist, läßt sich bei der Zartheit der ganzen Bildung nicht sagen. Der Kern ist ein kugeliges Bläschen, das an der Stelle der Geißelinsertion einen feinen schornsteinartigen Aufsatz hat, den man im Leben bei genauer Profilstellung des ganzen sehr schön sehen kann (Fig. 47a). Der Schornstein ist abgeschlossen durch eine Endplatte, die sich im Präparat etwas stärker färbt (Fig. 47b) und dann leicht als vom Kern unabhängige Scheibe fälschlicherweise erscheinen kann, ein Eindruck, der in dem Fig. 41 zugrunde liegenden Präparat vorgetäuscht wurde. In der Mitte dieser Platte befestigt sich die Geißelwurzel und zeigt kurz vorher eine feine punktartige Anschwellung, die ebenfalls im Leben zu erkennen ist, eine Art Basalkorn (Fig. 47).

Es wurde schon oben gelegentlich der Pseudopodienbildung beschrieben, wie der Kern mit der Geißel stets vom nachströmenden Entoplasma wieder an das neue Vorderende getrieben wird. Beob-

achtet man dieses Spiel eine Zeitlang, so kommt man zur Überzeugung, daß die Geißel in der Pellicula in irgend einer Weise befestigt sein muß. Denn bei dieser Wanderung der Geißel bleibt sie stets der gleichen Stelle der Pellicula eingepflanzt, wie man an der Mitwanderung der benachbarten Borsten erkennen kann, während der Kern durch die Geißelwurzel am gleichen Punkt aufgehängt erscheint. Er wird durch die Strömung oft an diesem Faden hin und hergerissen, kann dabei völlig deformiert werden, wie Fig. 46a und b vom gleichen Kern zeigen, ohne seine Lage aufzugeben. Es folgt daraus auch, daß wenigstens die Geißelwurzel eine gewisse Festigkeit haben muß.

Damit ist aber die Geißelstruktur noch nicht erschöpft. Im gefärbten Präparat sieht man stets von dem in der Geißelwurzel liegenden Knöpfchen einen feinen gefärbten Faden seitlich abgehen (Fig. 47b *wu*), einen Wurzelfaden. An günstigen Präparaten kann man ihn, wie in Fig. 43 *wu*, weit in das Plasma hinein verfolgen, wo er frei endigt, nachdem er sich manchmal dichotomisch geteilt hat. Bisweilen findet man aber statt des einen Fadens auch mehrere bis zu vier. Besonders schön sind sie in Fig. 42 *wu* zu erkennen (es sind nur die drei nach oben liegenden gezeichnet), die auch zeigt, daß darin stets ein Faden besonders lang erscheint. Über die Funktion dieser Bildungen kann man zunächst nur Hypothesen aufstellen. Bei der Wahrscheinlichkeit, daß die Geißel ein Tastorgan darstellt, könnte man an reizleitende Strukturen denken? Vielleicht liegt die gleiche Bildung vor, die Prowazek (1903) als Rhizoplast bezeichnete, womit allerdings auch nicht viel gewonnen ist. Es sei schließlich noch hervorgehoben, daß es mir gelang auch die Regenerationsfähigkeit der Geißel in einem Zeitraume von 14 Stunden festzustellen. Es ist dies meines Wissens das erste Mal, daß dies beobachtet wurde. Ich will nicht mehr darüber mitteilen, weil besondere Untersuchungen in dieser Richtung in Gang sind.

Es wären nunmehr nur noch ein paar Worte über den Bau des Kernes zu sagen. Er ist ebenfalls von einer deutlichen Kernmembran umgeben. Sein Chromatin ist wenigstens im ruhenden Kern stets peripher dicht unter der Kernmembran angeordnet und zwar entweder in Form kleiner Scheibchen (Fig. 46, 47) oder in Form chromatischer Stränge und Bänder (Fig. 76, 77). Bisweilen findet man auch zwei gegenüberliegende Schollen durch einen feinen, den Kernraum durchsetzenden Faden miteinander verbunden (Fig. 77). Damit ist aber die Schilderung der Kernsubstanzen nicht erledigt. Denn außer dem Kern gibt es noch im Plasma geformtes Chromatin,

das wir nach seinem späteren Schicksal als Sporetien oder propagatorische Chromidien bezeichnen müssen. Sie sind in ihrer Verteilung im Plasma sehr schön in Fig. 76 zu sehen. Näher soll auf sie aber erst bei Besprechung der Fortpflanzung eingegangen werden.

Auch *Mastigina setosa* ist ein Schlammbewohner. Im Gegensatz zu *Mastigella* scheint sie ziemlich lichtempfindlich zu sein. Bei Beobachtung in hellem Licht ist sie stets bestrebt, aus dem Gesichtsfeld zu kommen und ist Schlamm in der Nähe, so kriecht sie bald in ihn hinein und entzieht sich so der Beobachtung.

3. Bemerkungen über Klebkörner und Geißel.

Es seien an dieser Stelle einige Bemerkungen über die Klebkörner und Geißel eingeschaltet. Die ersteren scheinen eine für die größeren Mastigamöben geradezu charakteristische Organisationseigentümlichkeit zu sein. Schon die erste näher bekannt gewordene Form, die *M. aspera*, erhielt von ähnlichen Gebilden ihren Namen. SCHULZE verglich sie äußerlich dem *Bacterium termo*, bildete sich über ihre Bedeutung aber keine definitive Ansicht. Auch FRENZEL läßt die Frage offen, neigt aber dazu, sie nicht für Bacterien zu halten. Dafür könnte sprechen, daß bei LEIDY's *Dinamoeba mirabilis* auch Exemplare beobachtet wurden, die in der feuchten Kammer ihre Stäbchen verloren. BÜTSCHLI neigt hingegen dazu, die Stäbchen für Bacterien zu halten, da z. B. manche Choanoflagellaten an ihrer Oberfläche dicht mit Bacterien besetzt sein können, was auch von PLENGE (1899) für Myxomycetenschwärmer angegeben wird. K. C. SCHNEIDER (1905) bezeichnet die Borsten seiner Mastigamöbe als starre Cilien und glaubt die Rauhigkeiten der *Mastigamoeba aspera* als junge Borsten ansehen zu müssen. Jedenfalls hält er diese Bildungen nicht für Bacterien, wie daraus hervorgeht, daß er annimmt, daß sie aus Basalkörpern hervorwachsen. Durch meine oben geschilderten Beobachtungen an *Mastigella* ist wohl mit Sicherheit erwiesen, daß die von mir als Klebkörner bezeichneten Gebilde keine Bacterien sind, sondern der Amöbe angehören. Ihre verschiedenartige Verwendung bei der Bewegung und der Bewältigung der Beute lassen wohl auch an der in der Bezeichnung ausgedrückten Funktion keinen Zweifel.[1]) Ebenso wenig kann wohl bezweifelt

[1]) Ich habe übrigens gelegentlich bemerkt, daß sich ein Klebkorn zu einem feinen Faden ausziehen kann und bei Schilderung der Encystierung werden wir die gleiche Fähigkeit wiederfinden.

werden, daß die ähnlichen Bildungen der *Mastigamoeba aspera* genau das gleiche darstellen. In diesen Fällen handelt es sich aber nicht um eine Struktur der Körperoberfläche, sondern um dentoplasmatische Bildungen, die nach Bedürfnis verwandt werden. Ich glaube aber auch annehmen zu dürfen, daß die haar- oder borstenartigen Bildungen der *Mastigamoeba schulzei* (Frenzel), *Dinamoeba mirabilis* (Leidy) und *Mastigina setosa* nichts anderes darstellen, als solche ausgewachsenen Klebkörner. Der Hauptunterschied wäre darin gegeben, daß in diesen Fällen die Körner konstant vorkommen und in Form der Borsten zu einer ständigen Organisationseigentümlichkeit der betreffenden Tiere geworden sind. Für die Homologisierung spricht auch, daß ich ja die Entstehung der Borsten aus klebkörnerartigen Teilen bei jungen Tieren feststellen konnte. K. C. Schneider nimmt zwar an, daß auch bei *Mastigina* die Borsten gelegentlich fehlen können oder die Form der Stäbchen der *M. aspera* haben können, weil er einmal ein Exemplar fand, dem die Borsten fehlten, von der Geißel nur ein Stumpf vorhanden war, das sich aber durch den Kern als das gleiche Tier erwies. Ich weiß nicht, was er da vor sich hatte, vermute nur, daß es ein Macrogametocyt im Beginn der Encystierung war. Ich habe bei den zahllosen Tieren, die ich lebend und tot untersuchte, niemals die Borsten vermißt und ebenso wenig die Geißel, außer wenn sie abgerissen war, was beim Herausfangen passiert. Auch die quergestreifte Hautschicht, die Frenzel von seiner *Mastigina chlamys* beschreibt, möchte ich als eine Täuschung, bedingt durch dicht und regelmäßig gestellte solche Stäbchen, auffassen.

Die Frage nach einer Klebrigkeit der Oberfläche der Rhizopoden ist schon oft diskutiert worden. Besonders eingehend hat es Rhumbler (1898) getan. Ihm gelang es durch sinnreiche Versuche das Vorhandensein einer klebrigen Substanz bei verschiedenen beschalten und nackten Rhizopoden nachzuweisen. Er kommt zu dem Schluß, daß jeder Oberflächenbezirk der Amöben unter geeigneten Bedingungen den klebrigen Stoff abgeben kann und faßt seine Beobachtungen und Überlegungen in den Schluß zusammen: „Auf alle Fälle läßt sich dem eben Gesagten zufolge verstehen, daß durch die passive Beihilfe der zähflüssigen Substanz das Fortrücken der Amöbe auf der Unterlage, das ohne diese Substanz wegen des geringen Gewichts (Reibung) nicht erfolgen könnte, eine rein physikalische Ermöglichung findet“. Auch Hofer (1889) konnte eine solche Klebrigkeit schon nachweisen und eine Beziehung zum Kern statuieren, indem sie in kernlosen Fragmenten aufhörte. Es ist dies

vielleicht interessant, im Hinblick auf die oben beschriebenen Tatsachen, die eine nähere Beziehung zwischen Kern und Klebkörnern vermuten lassen. Schneider (1905) hält ebenso wie Jensen (1902) eine solche Klebrigkeit für überflüssig und erklärt die betreffenden Erscheinungen durch Verdichtung auf einen Reiz hin. Mir scheint aber insbesondere nach Hofer's (1889), Verworn's (1892), Rhumbler's (1898) Beobachtungen eine wirkliche Klebrigkeit durch Ausscheidung einer besonderen Substanz weit verbreitet zu sein und ihre bis jetzt bekannte höchste Ausbildung bei den Mastigamöben zu erreichen, wo ihr morphologisch geformtes Substrat nachzuweisen ist.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit einige Beobachtungen einschalten, die wenn auch nicht direkt in diese Arbeit gehörig, doch für die vorliegende Frage von Interesse sein dürften. Diese Beobachtungen beziehen sich auf einen kleinen flagellatenartigen Organismus, den man ebensogut zu den Mastigamöben wie zu den Monadinen stellen könnte. Ich vermute, daß er irgendwie mit *Cercomonas* zusammenhängt, ohne es aber bestimmt behaupten zu können. Rhumbler hatte in der erwähnten Arbeit angenommen, „daß die auf der Unterseite der Amöbe abgeschiedene zähflüssige Masse hinter der Amöbe zu Fäden zusammengezogen würde (vgl. eventuell die schleimigen Fäden in der Difflugienkultur) und daß diese Fäden dann periodisch vom Hinterende von selber abrissen“. Der von mir beobachtete *Cercomonas*-artige Organismus zeigte nun folgende merkwürdige Bewegungsart (Fig. P). Das Protoplasma des Tieres ist feinkörnig und geht am Vorderende in einen hyalinen Zapfen über, auf dessen Spitze die lebhaft hin und herzüngelnde Geißel sitzt. An

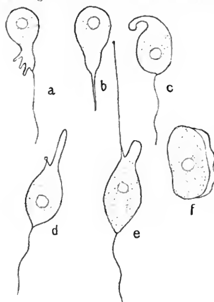


Fig. P.

diesem Konus können gelegentlich auch fingerförmige Pseudopodien ausgestreckt werden (*a*). Gelegentlich kommt es vor, daß die Geißel sich verkürzt und direkt in ein noch hin nnd herschwingendes Psendopodium sich verwandelt. Dies kann sich dann auf den Rand des Körpers verbreitern nnd dieser schwingt dann wie eine nndulierende Membran hin und her und bietet das Tier in diesem Zustand ein *Trichomonas*-artiges Bild (*f*). Beginnt nnn das Tier sich vorwärts zu bewegen, so streckt es zunächst die Geißel gerade nach vorn und bildet hinten ein hyalines fußartiges Pseudopodium. Mit diesem muß es sich an der Unterlage festheften, denn das ganze Tier schwingt dann auf diesem Fuß suchend hin und her, wie auf einem Stiel (*c*), plötzlich streckt es sich nach einer Richtung, der Fuß wird lang ausgedehnt und gleichzeitig bildet das Protoplasma neben der Basis des Fußes ein feines Spitzchen, auf dem ein deutliches Tröpfchen einer glashellen Flüssigkeit ausgeschieden wird (*d*); und nun läßt der Fuß los, schnellt wie ein losgelassener Gnmmi zum Körper zurück nnd gleichzeitig zieht sich das Tröpfchen zu einem feinen Faden aus, an dem das Tier befestigt ist und hin nnd herpendelt (*e*). Und jetzt setzt sich der Fuß wieder fest, der dünne Klebfaden reißt vom Körper los und ist noch ein paar Seknnden lang zu sehen nnd nun beginnt das Spiel wieder von vorn. Hier liegt also ein Fall vor, wo in exquisiter Weise ein Klebstoff für die Bewegung des Tieres in ganz absonderlicher Weise verwandt wird. RHUMBLER neigt der Ansicht zu, daß der Klebstoff nicht ein auf geeignete Berührung erfolgtes Exsudat des Weichkörpers ist, sondern daß er momentan verändertes, lebendes Protoplasma selbst darstellt. Nach den Beobachtungen an *Mastigella* möchte ich glauben, daß anch bei den anderen Rhizopoden der Klebstoff ein wirklich ausgeschiedener Stoff ist.

Was die Beziehungen der Borsten der *Mastigina* usw. sowohl, wie der ihnen homologen Klebkörner zn Cilien und den Härchenanhängen kriechender *Pelomyxen* nsw. anbetrifft, so möchte ich solche völlig ablehnen. Die Ähnlichkeit mit Cilien ist bei den Borsten eine ganz änßerliche nnd die Bezeichnnng der verdickten Borstenbasis als Basalkorn ist meiner Ansicht nach falsch. Und auch eine Beziehung zu den Härchen der kriechenden Amöben, wie sie SCHNEIDER annimmt, wenn ich ihn recht verstehe, besteht keinesfalls. Schon F. E. SCHULZE hat diese Ansicht znrückgewiesen nnd ich habe ja anch oben für *Mastigella* das Auftreten solcher Härchen ohne jede Beziehung zu den Klebkörnern geschildert. Wie diese Härchen znstande kommen, ist ja noch unklar, soviel kann man aber

sagen, daß es sicher protoplasmatische Gebilde sind, wie die Cilien auch, was für die Borsten der Mastigamöben nicht zutrifft. Solche Borsten scheinen übrigens bei Rhizopoden auch sonst in ähnlicher Weise vorzukommen; Beispiele finden sich bei Schneider (1905 S. 124) zusammengestellt.

Wenn wir jetzt noch kurz versuchen wollen, unsere Erfahrungen über Geißel und Pseudopodien mit der Lehre von der Cilienbewegung in Zusammenhang zu bringen, so kann es natürlich nicht unsere Aufgabe sein, diese Lehre hier ausführlich zu erörtern. Es ist dies auch um so weniger nötig, als in neuester Zeit von verschiedenen Seiten die diesbezüglichen Fragestellungen und Tatsachen mehrmals kritisch gesichtet wurden. So gab Pütter (1904) eine zusammenfassende Übersicht der morphologischen und physiologischen Tatsachen unter kritischer Erörterung ihrer Bedeutung, Schuberg (1905) erörterte im Anschluß an neue Befunde bei Cilien eingehend das Problem, und Gurwitsch (1904) gab in seinem meiner Ansicht nach gar nicht genug zu rühmenden Buch über die Zelle eine klare und präzise Fragestellung unter Heranziehung aller wichtigen Tatsachen. Für uns hier handelt es sich um Verwertung der beschriebenen Tatsachen für folgende drei Fragen: Ist ein feinerer Bau der Cilien nachzuweisen, der zu ihrer Funktion eine typische Beziehung hat? Läßt sich eine morphologische Beziehung zwischen Cilien und Pseudopodien statuieren? Was bedeuten die Beziehungen von Geißel und Kern?

Die Versuche, einen feineren Bau der Cilie (wenn ich hier unter Cilie im erweiterten Sinne Cilien und Geißeln verstehen darf) aufzufinden, aus dem sich ein Verständnis ihrer Funktion schöpfen läßt, haben zwar nicht zu vielen positiven Befunden, aber zu vielen Theorien geführt. Unter diesen hat sich eine Zeitlang die der contractilen Fibrillen, die im Anschluß an die Erforschung des Spermatozoenbaues entstand, merkwürdigerweise viele Anhänger erworben. Jetzt scheint aber endgültige Einigung erzielt zu sein für eine Auffassung, die sowohl mit den Tatsachen harmoniert, als auch physikalisch die einzige mögliche ist. Nach Schuberg wurde es zuerst von Leydig (1885) deutlich ausgesprochen, daß man auch am Flimmerhaar unterscheiden müsse zwischen etwas aktiv sich Bewegendem und passiv Bewegtem, zwischen dem halbflüssigen contractilen und dem festen elastischen Element. Eine ähnliche, mehr physiologisch gefaßte Auffassung vertrat Verworn (1890) gelegentlich seiner Untersuchungen an den Wimperplättchen der Ctenophoren, und ich kann mitteilen, daß ich die Auffassung von einer axialen

oder seitlichen elastischen Differenzierung und einer Hülle contractilen Protoplasmas bereits 1896 von W. Kühne gehört habe, der in seiner Vorlesung energisch dies als die einzige Möglichkeit für ein Verständnis der Flimmerbewegung betonte. Auch von morphologischer Seite sprachen sich viele Forscher in dieser Richtung aus, so Ray Lankester (1897), Bütschli (1902), Prowazek (1904) und in vollständiger Übereinstimmung in allen wesentlichen Punkten die schon erwähnten Pütter, Gurwitsch, Schuberg, zu denen noch Koltzoff (1903, 1906) kommt, der die Notwendigkeit einer derartigen Vorstellung aus seiner Lehre von den formbestimmenden Bestandteilen des Protoplasmas ableitet. Es besteht also vollständige Übereinstimmung darin, daß für den Mechanismus der Cilienbewegung eine passiv bewegte, feste, elastische Achse und eine protoplasmatische bewegliche Hülle vorhanden sein muß. Die diesbezüglichen Tatsachen sind allerdings entsprechend der Schwierigkeit der Beobachtung sehr spärliche. Es sind einmal die Beobachtungen von Plenge (1899), der allerdings seine Darstellung eines Achsenfadens mit umgebendem Protoplasma durch den Satz abschwächt: „doch möchte ich mich eines abschließenden Urteils hier noch enthalten“. Sodann vermochte Bütschli (1902) den Nachweis eines Achsenfadens bei Flagellaten zu erbringen, das gleiche gibt Prowazek (1904) für *Trichomastix lacertae* an und Koltzoff (1906) für Flimmerzellen von Pteropoden. Für die Cilien der Infusorien konnte endlich Schuberg (1906) einen Achsenfaden nachweisen durch Darstellung eines differenzierten Endstückes, wie es schon von Löffler (1889), Fischer (1894), Bütschli (1902), Prowazek (1904), Hamburger (1905) an anderen Objekten aufgezeigt wurde.

Meine oben geschilderten Beobachtungen an *Mastigella vitrea* liefern nun dieser Auffassung, wie ich glaube, eine weitere Stütze. Wenn wir die Geißel der *Mastigella* im kurzen borstenartigen Zustande starrer und dicker fanden als im langen ausgestreckten Zustande, in dem sie schlaff herunterhing, und wenn wir dazu den eigenartigen oben geschilderten Wurzelapparat nehmen, so müssen wir dem Ganzen wohl folgende Deutung unterlegen. Die Geißel besteht aus einem elastischen Achsenfaden, der von einer Protoplasmahülle überzogen ist. Dieser Faden hat eine beträchtliche Länge und wurzelt im Entoplasma. Ist das Entoplasma weit von der Geißelursprungstelle zurückgezogen, so liegt der Achsenfaden zum größten Teil innerhalb des Protoplasmas, wie es tatsächlich die Beobachtung zeigt (Fig. 32). Da die Geißel aber im höchsten Falle so lang sein kann wie der Achsenfaden, wie ohne weiteres aus

der Dynamik der Flüssigkeiten hervorgeht, wie es besonders klar Koltzoff (1906) entwickelte, so haben wir eine kurze Geißel, die deshalb aber ziemlich dick erscheint, weil um den Achsenfaden das Geißelprotoplasma in seiner gegebenen Menge sich anhäuft. Nähert sich das Entoplasma aber dem Geißelursprung, so wird der Achsenfaden ausgestoßen und dementsprechend verlängert sich die ganze Geißel, da das ihn umgebende Protoplasma jenem Faden adhäriert. Ist der ganze Faden ausgestoßen, so hat die Geißel ihre maximale Länge erreicht; sie muß jetzt natürlich dünner erscheinen, weil die gleiche Plasmamenge sich auf viel größeren Raum verteilt. Ihre geringere Contractionsfähigkeit erklärt sich aus dem gleichen Grunde, gleichzeitig ein schönes Beispiel dafür, daß der Sitz der Bewegung in der äußeren Plasmahülle liegt. Die Unfähigkeit zu schnellen energischen Schwingungen im ausgedehnten Zustande erklärt sich aus der Elastizität des Achsenstabes, dessen Eigenschwingungen ja von seiner Länge abhängig sind. Nach dem vorgehenden muß die Scheide, die den Achsenfaden in zurückgezogenem Zustande umgibt, als eine Art von Führung angesehen werden, und das gleiche gilt für das basalkörperartige Korn an der Geißelbasis, das wohl sicher die Form eines Ringes hat. Es ist dann aber nicht nur Führung, sondern auch Widerlager für die elastischen Eigenschwingungen des Achsenstabes. Ich glaube, es möchte sich lohnen, diesen Gedankengang auch auf die Flimmerzellen auszudehnen, und es sollen auch diesbezügliche Versuche ausgeführt werden.

Was den zweiten Punkt anbelangt, die Beziehung der Geißeln zu Pseudopodien, so ist er ebenfalls schon oft erörtert worden und verweise ich auch in bezug auf diesen Punkt auf Gurwitsch, Pütter, Schuberg. Diese Forscher haben auch mit Recht hervorgehoben, daß zwischen echten Pseudopodien mit Achsenfaden und Cilien alle erdenklichen Übergänge existieren. Übergänge von Pseudopodien in Geißeln sind ja besonders für die *Amoeba radiosa* oft erwähnt worden (Bütschli 1878, s. auch Claparède u. Lachmann's *Podostoma*) und dem lassen sich jetzt auch die oben geschilderten Beobachtungen an jener merkwürdigen *Cercomonas* einreihen. Bei den echten Axopodien, wie sie z. B. von *Actinosphaerium* jedermann bekannt sind, ist die elastische Achse des Pseudopods ja leicht nachzuweisen. Anders aber bei den gewöhnlichen fadenförmigen oder lang fingerförmigen Pseudopodien zahlreicher Rhizopoden. Schon die bloße Beobachtung eines solchen Pseudopodiums, wie ich es z. B. von *Difflugia acuminata* und einer großen, nicht näher bestimmbaren Amöbe kenne, bei welchen Organismen die Pseudopodien wie starre Stäbe hin und

her bewegt werden, legt es nahe, daß auch hier eine elastische Achsendifferenzierung vorhanden ist. Schon Bütschli (1892) hat darauf hingewiesen, daß für die fadenförmigen Pseudopodien eine festere Achse wohl angenommen werden muß, und das physikalische Desiderat einer solchen geht besonders aus Koltzoff's Entwicklungen klar hervor (s. auch Gurwitsch). Außer bei den echten Axopodien, also formbeständigen Pseudopodien mit fester Achse, der Heliozoen (M. Schultze 1863), gewisser Rhizopoden (*Camptonema*, Schaudinn 1894) und der Radiolarien (R. Hertwig 1879), deren Achse übrigens bekanntlich leicht eingeschmolzen werden kann, ist mir keine Angabe bekannt, daß bei dem Vorstoßen gewöhnlicher fadenförmiger Pseudopodien festere Achsenstrukturen nachgewiesen wurden. (Allenfalls ließen sich hier die Angaben von Ray Lankester (1897) über *Chlamydomyxa montana* anführen.) Es scheint mir deshalb von besonderer Bedeutung zu sein, daß das Vorhandensein eigener axialer Differenzierungen beweglicher Pseudopodien hier bei *Mastigella* nachgewiesen werden konnte. Merkwürdig ist dabei, daß es das Entoplasma übernimmt, diese Filamente zu liefern. Wir können uns den gesamten Vorgang nur so vorstellen, daß ein fadenförmiger Entoplasmastrom — von einem Gerüstfaden im Sinne der Filarlehre, die Schneider (1906) kürzlich für die Protozoen zu beleben suchte (ein Weg, auf dem ihm wohl wenige Protozoenforscher folgen werden und meiner Überzeugung nach mit Recht), kann dabei natürlich nicht die Rede sein, weil es solche wenigstens hier nicht gibt — zur Pellicula vorgestreckt wird, erhärtet und, indem neues Material nachströmt, das ebenfalls alsbald erhärtet, die Pellicula vortreibt und so den Anlaß zur Bildung eines Pseudopodiums gibt; dessen Ectoplasma würde nach dieser Auffassung rein passiv nach den bekannten physikalischen Regeln mit vorgeschoben.[1]) Die Zurückziehung des Pseudopodiums beruhte dann auf einem centralen Einschmelzen des axialen Entoplasmastabes. Jedenfalls ist durch die mitgeteilten Tatsachen einmal die Kluft zwischen Pseudopodien und Geißel noch weiterhin überbrückt worden, als es schon bisher der Fall war, und anderenteils auch der neuerdings durchdringenden naturgemäßen Lehre vom Geißelbau und -funktion neues Stützmaterial zugeführt. Es sei schließlich zur weiteren Bekräftigung jener Homo-

[1]) Es ist bei allen diesen Auseinandersetzungen stillschweigend vorausgesetzt, daß der Aggregatzustand des Protoplasmas flüssig ist. Es gibt wohl keinen Protozoologen oder überhaupt Zoologen, der hieran noch zweifelt. Fanatische Anhänger der unglückseligen Flemming'schen Doktrinen werden allerdings wohl nie davon überzeugt werden.

logisierung nochmals auf die Endigung des Achsenfadens der Geißel von *Mastigella* am Entoplasma hingewiesen.

Ein dritter Punkt, der noch eine Besprechung erheischte, wäre endlich die Verbindung von Geißel und Kern, die bei *Mastigina* ebenso wie bei anderen Mastigamöben (s. Schulze, Bütschli, Frenzel, Prowazek, Schneider usw.), bei Myxomycetenschwärmern (Plenge) und auch bei Geißelzellen der Metazoen (Spongien, Maas 1890, F. E. Schulze 1900 u. a., Amphioxides, Goldschmidt 1905) sichergestellt wurde. Über ihre physiologische Bedeutung sich Vorstellungen zu machen, ist vorderhand zwecklos, wenn man ja auch daran denken könnte, in diesem Falle im Kern die Energiequelle für die Geißel zu sehen. Eher läßt sich der Frage vom allgemein-cellulären morphologischen Standpunkt aus nahetreten, vom Standpunkt der Lehre des Kerndualismus und im Vergleich mit den Spermien der Metazoen. Doch sei dies für eine spätere Gelegenheit aufgespart.

4. Die vegetative Vermehrung der Mastigella und Mastigina.

Die vegetative Vermehrung unserer beiden Mastigamöben erfolgt durch Zweiteilungen. Leider kann ich diesen Vorgang nur lückenhaft schildern, da es mir bei keiner der beiden Arten gelang, ihn vom Anfang bis zum Ende im Leben zu beobachten. Und auch die Stadien, die ich im gefärbten Material fand, sind so selten, daß ich, außer den häufigen Endstadien, nur über die abgebildeten Fälle verfüge. Es scheint hier der gleiche Fall vorzuliegen, wie bei so vielen anderen Amöben, bei denen es selbst zu Zeiten kolossaler Vermehrung so selten gelingt, Teilungsstadien zu beobachten. Hier bei meinen Mastigamöben gehen die letzten Teilungsstadien sicher, wie ich beobachten konnte, sehr langsam vor sich, die ersten müssen dagegen außerordentlich geschwind ablaufen.

Bei *Mastigella vitrea* beginnt die Teilung mit einer Einziehung aller Pseudopodien und vollständigen Abkugelung des Tieres. Am lebenden Objekt kann man diese Stadien kaum von einer jungen Cyste unterscheiden. Der Unterschied tritt aber sofort zutage, wenn man das Objekt etwas preßt. Liegt eine Cyste vor, so faltet sich die sonst nicht sichtbare Cystenmembran, liegt der Beginn der Teilung vor, so werden aus der vom Druck reißenden Pellicula auf der ganzen Oberfläche kleine Plasmatropfen ausgepreßt. Im übrigen kann das Bild ein völlig gleiches sein, wie ein Vergleich der Cyste Fig. 4 mit dem Teilungsbeginn Fig. 34 zeigt. Bei dem sich teilenden Tier fällt aber auf, daß der Kern unverhältnismäßig stark sich

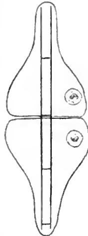
vergrößert hat (vgl. die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Fig. 34 und 45). Dementsprechend erscheint auch die Kernstruktur wesentlich verändert. Die färbbaren Substanzen haben sich alle im Centrum des Kerns konzentriert; in dem in Fig. 34 wiedergegebenen Präparat ist ein großer vacuolisierter, stark chromatischer Körper vorhanden, und jederseits von diesem ein kleinerer. (Im gefärbten Präparat erkennt man sofort, ob eine Cyste oder ein Teilungsbeginn vorliegt, indem erstere bei der Konservierung an der Oberfläche leichte Runzeln bekommen, letztere dagegen die Kugelform sehr schön erhalten.) Der übrige Kernraum nimmt die schon früher erwähnte ungemein regelmäßige Wabenstruktur an, bestehend aus genau konzentrisch gelagerten Wabenreihen oder richtiger Kugelschalen, die im Leben wie im Präparat in gleich schöner Weise sichtbar sind. Wie diese Kernstruktur aus der normalen hervorgeht, konnte nicht beobachtet werden. Analog anderen bekannten Vorgängen scheint es mir am plausibelsten anzunehmen, daß das Wabengerüst in gleicher Weise, aber mit engeren Maschen schon vorher vorhanden war, aber durch die dicht eingelagerten chromatischen Körnchen verdeckt wurde. Erst wenn diese sich im Centrum sammeln und gleichzeitig durch Flüssigkeitsaufnahme die Wabenräume sich vergrößern, wodurch ja der Kern anschwillt, werden sie deutlich sichtbar.

Wie nun dieser Kern in die Teilungsspindel übergeht, konnte ich wie gesagt, nicht beobachten, obwohl ich mehrmals eine Nacht hindurch ein solches Stadium verfolgte. Ich muß mich also mit der Schilderung der beiden einzigen Spindelpräparate, die ich besitze, begnügen. Eine noch junge Spindel zeigt Fig. 35. Sie zeigt eine breite Tonnenform unter völliger Erhaltung des Kernmembran. Das Wabengerüst hat sich in die Länge gestreckt und täuscht so bei schwächerer Vergrößerung Spindel„fasern" vor, in deren Verlauf feine Körnchen eingelagert sind. Bei sehr starker Vergrößerung erkennt man aber die längsgedehnten Wabenreihen (35a), deren Wände die Fasern darstellen. Das Chromatin bildet eine typische Äquatorialplatte, in der man im Profil dicht nebeneinander gestellte, rechteckige chromatische Stäbchen sieht. Dreht man das Präparat, so daß die Spindel nun vom Pole gesehen wird, so tritt das Bild Fig. 35 B auf. Die Äquatorialplatte nimmt nicht den ganzen Raum des Kernes ein, aber doch den größten Teil. Die Chromosome liegen dicht beieinander und sind ungefähr gleich groß. Ich zählte rund 40, doch kommt ja bei einmaliger Zählung dem keine weitere Bedeutung zu.

Das zweite Teilungsstadium ist in Fig. 36 abgebildet. Es zeigt das Stadium der Tochterplatten. Die Spindel ist außerordentlich lang ausgezogen durch das elliptische Tier. Sie wird gebildet von gezogenen, parallelen Faserzügen, deren feinere Struktur nicht zu ermitteln war. Die Pole werden von Faserpyramiden eingenommen, die mit einem centrosomenartigen Punkt endigen. Ich glaube aber nicht, daß irgend ein distinktes Korn vorliegt, sondern neige mehr zur Ansicht, daß es ein durch den Zusammenfluß der Spindelfasern hervorgerufenes Trugbild ist. An der Grenze von Spindel und Polkegel liegt jederseits eine einheitliche bohnenförmige Chromatinmasse mit feinen Vacuolen im Innern, die im ganzen so aussieht wie der Körper, den wir als Caryosom im Kern bezeichnet haben. Außerdem sind aber dem Verlauf der Spindel noch chromatische Stränge eingeordnet, die chromosomenartig aussehen. Ich bedauere ganz besonders, nicht weitere Teilungsstadien haben auffinden zu können, weil dieses Bild in so außerordentlicher Weise an die Spindeln erinnert, die Vahlkampf (1904) von *Amoeba limax* abbildet. Auch dort treten zwei differente Chromatinteile in den Spindeln auf und in einer kürzlich erschienenen Arbeit haben Popoff und ich diese merkwürdige Teilungsart u. a. theoretisch zu verwerten gesucht (Goldschmidt u. Popoff (1907). Da wir nun nach dem gleich zu schildernden Bau des frisch geteilten Kernes annehmen müssen, daß der bohnenförmige Körper tatsächlich nur das Caryosom des Kernes bildet, das fädige Chromatin der Spindel aber das übrige Kernchromatin, da weiterhin gezeigt werden wird, daß aus dem extracaryosomalen Kernchromatin bei der Fortpflanzung das Material der Geschlechtskerne entsteht, so ließe sich hier besonders schön die in jener Arbeit entwickelte Auffassung nachweisen, daß in der Teilungsspindel gemischter Protozoenkerne der Kerndualismus zutage tritt. Bei dem Mangel an Zwischenstadien muß leider diese Wahrscheinlichkeitsargumentation genügen.

Das nächste Bild, das ich geben kann — und von hier an sind wieder alle Bilder auch im Leben beobachtet — zeigt den Kern bereits vollständig in zwei geteilt (Fig. 37). Die beiden Kerne liegen noch nahe beieinander und sind durch eine besonders aussehende Plasmamasse miteinander verbunden. Sie zeigt eine merkwürdige Zusammensetzung aus feinen Stäbchen und soll, da über ihre Herkunft und Bedeutung mir nichts bekannt ist, mit dem Namen Archoplasma belegt werden, ohne daß damit irgend eine an diesen Namen knüpfende Anschauung untergelegt würde. Das Protoplasma dieses Tieres nimmt bereits unregelmäßige Gestalt an und in der Tat sehen

wir solche Tiere nunmehr mit zwei Kernen umherkriechen, ohne daß das Protoplasma irgend eine Veränderung erfährt. Sie sind auch im Leben außer an den zwei Kernen an der Archoplasmamasse zu erkennen und können alle die oben beschriebenen Formen einnehmen. Ein im Beginn der Wanderung begriffenes solches Tier ist in Fig. 38 abgebildet; das Archoplasma ist in diesem Fall nur einem Kern angelagert. Auch das Fressen großer Algenfäden geht bei diesen Formen in der gleichen Weise vor sich und bei einem solchen Tier konnte ich auch einmal die Teilung des Körpers beobachten, die also erst lange nach der Kernteilung erfolgt. Hier bildete das Tier um die Mitte des Algenfadens eine große spindelförmige Anschwellung, an deren Polen je ein Kern lag und nun schnitt in der Mitte die Teilungsfurche genau senkrecht durch und jetzt lagen die beiden Tochtertiere hintereinander auf demselben Algenfaden aufgereiht (Fig. Q). Ein jedes kroch dann nach einer anderen Seite vom Faden weg. Merkwürdig oft scheint es vorzukommen, daß bei dieser Teilung ein Tier keinen Kern mitbekommt. Zur Zeit der lebhaftesten Vermehrung fand ich sehr oft solche ganz kernlosen Tiere, die vergnügt umherwanderten und sich in nichts sonst von gewöhnlichen Tieren unterschieden. Sie hatten oft verdaute Nahrung in ihrem Innern, weshalb ich es für möglich hielt, daß der Kern verdeckt und der Beobachtung entgangen war. In den Präparaten fand ich sie aber dann oft wieder und konnte mich von der wirklichen Kernlosigkeit überzeugen. In Fig. 39 ist ein solches Tier abgebildet, das sich auf der Wanderung befand und eine reiche Archoplasmaansammlung besaß. Es wäre interessant zu wissen, ob solche Tiere noch Nahrung aufnehmen können. Die im Innern oft gefundenen ausgedauten Pflanzenzellen können aber schon bei der Teilung vorhanden gewesen sein, da solche Reste während der Teilung nicht entfernt werden. Übrigens erinnere ich mich einer Angabe von Pénard — abgesehen von den allbekannten Untersuchungen Hofer's — daß kernlose Difflugien noch wochenlang umherkriechen. Es sei schließlich noch bemerkt, daß in sich teilenden Mastigellen stets eine besonders reiche Menge von Bacteroiden angetroffen werden. Sie umgeben dann dicht die Spindel und die sich zur


Fig. Q.

Teilung anschickenden oder geteilten Kerne; es läßt dies auch auf ihre Reservestoffnatur schließen, da der Teilung ja eine reichliche Ernährung vorangeht. Von besonderem Interesse wäre es auch, zu wissen, wie sich bei der Teilung die Geißel mit ihrem Wurzelapparat verhält, doch vermochte ich darüber nichts zu eruieren.

Auch über die Teilung der *Mastigina setosa* sind meine Erfahrungen recht unvollständige. Immerhin folgt aus den Bildern, die ich besitze, daß sie auf ganz andere Weise vor sich geht, nämlich mittels einer Art von Amitose. Das erste Stadium, das mir vorliegt, ist in Fig. 40 abgebildet. Es zeigt den Kern sehr stark vergrößert und in seiner Struktur verändert. Er ist elliptisch ausgezogen und zeigt das gesamte Chromatin in Form von Kügelchen an der Peripherie. Das Centrum wird von einer feinkörnigen schwach färbbaren Masse eingenommen, von der aus feine Körnchenreihen zu jedem chromatischen Kügelchen ziehen. Von der Geißel war nichts zu sehen, das übrige Protoplasma unverändert. Das nächste Stadium stellt Fig. 41 dar. Die Teilung des Kernes ist schon vollzogen und die beiden Tochterkerne unter der Oberfläche ein Stück weit auseinandergerückt. An dem einen Kern hängt ein Zipfel dichteren Protoplasmas, der auf die erst kurz vollendete Teilung schließen läßt. In jedem Kern ist das Chromatin wieder in Form von Kügelchen an der Peripherie abgelagert und das Centrum von einer körnigen Masse eingenommen. Aus jedem Kern entspringt in typischer Weise eine Geißel. Ein Vergleich von Fig. 40 u. 41 macht es sehr wahrscheinlich, daß die Tochterkerne durch eine einfache Durchschnürung des Mutterkerns zustande kommen. Dafür spricht auch die auffallende Ähnlichkeit dieser Stadien mit Teilungsbildern mancher Infusorienmacronuclei.

Nunmehr rücken die beiden Tochterkerne unter der Oberfläche des Tieres auseinander. Solche Bilder habe ich oft gesehen (Fig. 42, 43), sie erwecken den Eindruck, als ob jedem Kern entsprechend sich ein Vorderende ausbilde, die nun selbständig nach verschiedenen Richtungen auseinanderkriechen und auf diese Weise sich immer mehr voneinander entfernen. In Fig. 42 zeigen die Kerne weitere Stadien der Rekonstruktion ihrer Struktur durch Ineinanderfließen der chromatischen Kugeln. Der hier wenigstens an dem einen Kern besonders schön sichtbare Wurzelapparat wurde schon oben besprochen. Fig. 43 wurde abgebildet, um zu zeigen, daß gelegentlich noch eine Teilung stattfinden kann, wenn bereits die Gametenkerne gebildet sind. Das Ende des ganzen Prozesses zeigt endlich Fig. 44, wegen der riesigen Größe des betreffenden Tieres bei schwächerer

Vergrößerung. Die beiden Kerne sind mit ihren Geißeln an entgegengesetzte Enden des Körpers gelangt. Dieser schnürt sich in der Mitte ein und dürfte sich hier wohl bald durchgeschnürt haben, wenn das Tier nicht getötet worden wäre. Ich hoffe, daß es mir später noch einmal möglich sein wird, die Lücken dieses Abschnitts auszufüllen.

III. Die geschlechtliche Fortpflanzung der Mastigella vitrea und Mastigina setosa.

Wenn wir uns jetzt dem interessantesten Teil der Untersuchung, der geschlechtlichen Fortpflanzung, zuwenden, so sei nochmals voraus bemerkt, daß wenigstens bei der ganz durchsichtigen *Mastigella* alle wesentlichen Stadien zuerst im Leben beobachtet wurden und dann außerordentlich oft, bis auf wenige sogar Dutzende von Malen und mehr, im Präparat gesehen wurden. Die Aufeinanderfolge der einzelnen Bilder ist also ebenfalls nicht kombiniert, sondern auf Grund des Verfolgs am lebenden Objekt gegeben. Natürlich soll damit nicht gesagt sein, daß viele Einzelheiten, die als Zwischenstadien wesentlich sind, nicht auch nur in gefärbtem Zustand beobachtet werden konnten. Das versteht sich ja wohl von selbst.

1. *Mastigella vitrea.*

Der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung erfolgte in meinen Kulturen nach einer Periode überreichlicher Ernährung, als die hauptsächlich zur Nahrung dienende Alge auszugehen begann, also bei Hunger nach reichlicher Fütterung mit lebhafter ungeschlechtlicher Vermehrung. Es stimmt dies sehr gut mit den sonstigen Erfahrungen überein, besonders mit denen R. Hertwig's (1898) an *Actinosphaerium*, wo der Vorgang so präzis abläuft, daß im hiesigen Institut jeder Anfänger sich mühelos alle Stadien verschafft. Gleich von Anfang an kann man bei *Mastigella* zwei Wege einschlagen sehen, die zur Bildung von Macro- und Microgameten führen. Wegen ihres in manchen Punkten differenten Verlaufs müssen sie getrennt behandelt werden.

Nach der bekannten Nomenklatur seien die Formen des Tieres, die den Gameten ihre Entstehung geben, als Macro- und Microgametocyten bezeichnet, soweit der Vorgang sich in einer Cyste abspielt, reden wir von Macro- und Microgametocysten, die Fortpflanzungszellen heißen Macro- und Microgameten.

A. Die Entwicklung der Macrogametocyten.

Ein sich zum Macrogametocyten differenzierendes Tier ist zunächst äußerlich in nichts von einem gewöhnlichen Tier unterschieden. Es kriecht oder ruht und zeigt alle die typischen Lebenserscheinungen, die wir eben beschrieben haben, in unveränderter Weise weiter. Merkliche Veränderungen sind zunächst nur am Kern zu beobachten. Sie beginnen damit, daß bei unveränderter Kernstruktur an seiner Oberfläche im Plasma kleine lichtbrechende und kaum färbbare Tröpfchen verschiedener Größe auftreten, die wir nach ihrem späteren Verhalten als Nucleolarsubstanz bezeichnen müssen (Fig. 48, 55 *nu*). Sie bildet stets zunächst eine mehr weniger gleichmäßige Schicht um den Kern herum. Wir nehmen an, daß sie aus dem Kern stamme und an seiner Oberfläche durch die Kernmembran ausgeschwitzt wurde, ohne das hier beweisen zu können. Erst jetzt beginnen auch im Innern des Kernes Veränderungen wahrnehmbar zu werden. Sie bestehen in einer starken Anhäufung chromatischer Substanz an der Kernperipherie in dem hellen Raum zwischen der centralen Körnerkugel und der Kernmembran. Es scheint, daß diese Chromatinkugeln, die, wie Fig. 55 zeigt, von sehr verschiedener Größe sind, zum Teil wenigstens aus den chromatischen Körnchen entstehen, die schon früher an dieser Stelle lagen. Sie müssen aber auch aus der centralen Körnerkugel Zuwachs erhalten. da ihre Masse zu bedeutend ist, um nur von jenen kleinen Körnchen stammen zu können. Im Leben sehen die Kügelchen ebenso eigenartig lichtbrechend aus, wie das Caryosom. (Ich möchte hier gleich bemerken, daß ich, um die Abbildungen nicht noch mehr zu vermehren, davon Abstand genommen habe, alle diese Bilder auch nach dem Leben wiederzugeben. Wie sie im Leben aussehen, kann man sich nach den wenigen später zu besprechenden Cystenstadien, die nach dem Leben gezeichnet wurden [Fig. 4—8], ergänzen.) Bald darauf finden wir dieselben chromatischen Massen außerhalb des Kernes da wieder, wo vorher die Nucleolarsubstanz war. Wie dies zustande kommt, zeigt in besonders instruktiver Weise Fig. 56. Der Oberfläche des Kernes ist etwa im Bereich einer Halbkugel eine dichte unregelmäßig gestaltete Masse kleiner chromatischer Kügelchen angeschmiegt. Und im ganzen Bereich dieser Masse, aber auch nur hier, finden sich die gleichen Kügelchen im Innern des Kernes, dicht an der Kernmembran. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, daß hier eine Chromatinmasse aus dem Kern eliminiert wurde. Der Vorgang der Elimination selbst läßt sich im Leben nicht verfolgen, was

auch begreiflich ist, da der Durchtritt in gelöster Form erfolgt. Man sieht plötzlich im Plasma die Masse lichtbrechender, ein wenig opaleszierender Körnchen auftreten und dann anwachsen. Was bedeutet nun diese chromatische Masse? Es läßt sich Schritt für Schritt verfolgen, daß es die Substanz der künftigen Gametenkerne ist, die hier aus dem Kern eliminiert wurde. Wir bezeichnen die Masse (*Sp*) deshalb nach unserer Nomenklatur als Sporetium.

An dieser Stelle müssen ein paar Worte über die Nomenklatur eingeschaltet werden. Bekanntlich stellte R. Hertwig (1902) für im Plasma liegendes Kernchromatin die Bezeichnung Chromidien auf, die sich seitdem allgemein einbürgerte. Die Vertiefung unserer Kenntnis solcher Bildungen, die für die Protozoenzelle von Schaudinn (1903), für die Metazoenzelle von mir (1904 a) gegeben wurde, führte mich zu der Anschauung, daß unter dem Begriff Chromidien zwei verschiedene Dinge vereinigt werden, die auseinander gehalten werden müssen. Seine grundlegenden Untersuchungen über die Fortpflanzung der Rhizopoden hatten Schaudinn (1903) dazu geführt, einen Kerndualismus der Protozoenzelle, d. h. eine Unterscheidung zwischen somatischem und propagatorischem Kern anzunehmen. Ich selbst war von dem Studium der Metazoenzelle aus zu der gleichen Auffassung für das Gesamtgebiet der Zellenlehre geführt worden und schloß mich dann, als Schaudinn mich persönlich auf seine diesbezüglichen Sätze, die wegen ihrer Kürze leicht zu übersehen waren, aufmerksam gemacht hatte, rückhaltlos dieser von Schaudinn zuerst proklamierten Auffassung an. Ich mußte mir nun klar machen, daß somatische sowohl wie propagatorische Kernbestandteile in „Chromidien“form auftreten können und schlug deshalb vor, nur für die ersteren die Bezeichnung Chromidien beizubehalten, die letzteren als Sporetien zu bezeichnen (1904 b). Mesnil (1905), der den gleichen Gegenstand in enger Anlehnung an meine Ausführungen referierte, schloß sich der Unterscheidung sachlich an, schlug aber vor, die Bezeichnung Trophochromidien und Idiochromidien zu wählen. Endlich hat Schaudinn (1905) in seinem Vortrage ebenfalls seine Zustimmung zu dieser Auffassung gegeben und als Termini seinerseits vorgeschlagen Somatochromidien und Gametochromidien.

Zweifellos hat eine Zusammensetzung mit „Chromidien“ große Vorzüge. Denn 1. wendete Hertwig, der Autor des Begriffes, diese Bezeichnung auf das eine wie das andere an, 2. ist das Wort Chromidien bereits sehr eingebürgert und vom ästhetischen Standpunkt ebenfalls zu bevorzugen, 3. legt es keinerlei theoretische Anschauungen zugrunde, sondern besagt einfach extranucleäres Chromatin.

Dagegen ist aber einzuwenden, daß diese Voraussetzungslosigkeit leicht zu einem großen Durcheinander führt, und da es keinem Zweifel unterliegt, daß die beiden Arten ihrem Schicksal nach verschieden sind, so sollte man sie auch von Anfang an mit verschiedenen Terminis belegen. Die Bezeichnungen somatische und propagatorische Chromidien statuieren aber einen prinzipiellen Unterschied, den ich zwar mit Schaudinn für richtig halte, den aber Forscher wie R. Hertwig nicht anerkennen; man muß also einerseits Dinge, die zweifellos ihrem Schicksal nach verschieden sind, auseinanderhalten und vor Verwirrungen bewahren, andererseits aber auch in der Terminologie nicht noch nicht allgemein anerkannte theoretische Auffassungen, selbst wenn man von ihrer Richtigkeit überzeugt ist, zum Ausdruck bringen. Und deshalb halte ich es immer noch für am besten, daß wir in den Fällen, in denen extranucleäres Chromatin beobachtet wird, sprechen von

Chromidien im weiteren Sinne, ganz allgemein, wenn uns ihr Schicksal unbekannt ist,

Chromidien im engeren Sinne, wenn die betreffenden Substanzen für irgendwelche normalen oder pathologischen, formativen oder funktionellen Leistungen verbraucht werden,

Sporetien, wenn die betreffenden Substanzen dazu dienen, zur Bildung von Gametenkernen verbraucht zu werden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder dazu zurück, das weitere Schicksal der Sporetien zu verfolgen. Wir müssen da verschiedene Wege unterscheiden, die zwar alle zum gleichen Ziel, der Gametenbildung führen, aber im einzelnen etwas verschieden verlaufen. Die Verschiedenheiten beruhen im wesentlichen in der Anordnung des Sporetienmaterials und den entsprechenden Differenzen in den weiteren Umbildungen. Sie sind wohl von keiner großen Bedeutung und nur durch Strömungen im Plasma u. dgl. bedingt. Der erste Typus ist in den Fig. 49—54 dargestellt. Er beginnt damit, daß die Nucleolarsubstanz (*nu*) sich an einer Stelle der Kernoberfläche zu einer dichten Kappe anhäuft, deren einzelne Körnchen etwas stäbchenförmig sein können und so dem oben geschilderten Archoplasma sehr ähnlich sehen. Ich halte es daher auch nicht für ausgeschlossen, daß wirklich identische Bildungen vorliegen. Nunmehr beginnt wieder die Ausscheidung der Chromatinmassen aus dem Kern, sie werden aber sofort von der Nucleolarsubstanz zu einem kugelschalenartigen Körper zusammengefaßt, der wie eine Haube dem Kern aufsitzt. Damit rechtfertigt sich auch bereits die Be-

zeichnung Nucleolarsubstanz, als deren wesentliche Funktion R. Hertwig (1898, 1902) erkannte, das Chromatin zu organisieren. Der so gebildete Sporetienhaufen besteht also aus einer nucleolaren Grundsubstanz, der zahlreiche kleine Chromatinkügelchen, die Sporetien, dicht eingelagert sind (Fig. 50). Im Leben ist jedes einzelne Kügelchen besonders schön durch seine starke Lichtbrechung charakterisiert. Nunmehr rückt die Sporetienkugel von dem Kern ab und liegt in seiner Nähe frei im Plasma (Fig. 51). In diesem Zustande habe ich sie 24 Stunden unverändert liegen sehen. Dann beginnt eine Auflockerung der ganzen Masse, die zu einer starken Vergrößerung der ganzen Bildung führt, die jetzt als ellipsoidischer Körper von mehr als doppelter Größe des Kernes erscheint, in dem die einzelnen Sporetien nunmehr viel deutlicher zu erkennen sind (Fig. 52). Nunmehr beginnen im Innern der Masse, wie an ihrer Oberfläche große Vacuolen zu erscheinen, die eine weitere Auflockerung herbeiführen (Fig. 53), und damit ist der Moment gekommen, in dem die Bildung der Gametenkerne aus den Sporetien beginnt. Sehr schön ist der Vorgang in Fig. 54 zu erkennen, die ein ganzes Tier inmitten dieses Vorganges zeigt. Man sieht, daß das Tier sich in seinen vegetativen Funktionen durch den ganzen Prozeß gar nicht stören ließ. Es hat einen kleinen Algenfaden umflossen und ausgesaugt und schickt nach den verschiedensten Richtungen seine Pseudopodien aus. An der Oberfläche finden sich zahlreiche Klebkörner, im Innern eine Menge Bacteroiden. Der Kern ist durch den Algenfaden etwas deformiert und in seiner Nähe liegt ein sternförmiger Haufen Nucleolarsubstanz (*nu*). In der Nähe dieses liegt nun der Rest der elliptischen Sporetienmasse, der immer noch in lebhafter Bildung von Gametenkernen begriffen ist. An dieser Stelle finden wir nun alle Stadien der Gametenbildung, die nicht gleichzeitig entstehen, sondern sukzessive. In Fig. 54a ist dieser Haufen stärker vergrößert dargestellt und da können wir den ganzen Prozeß erkennen. Zunächst vereinigen sich kleine Chromatinkörnchen zu größeren Kügelchen. Diese lockern central ihre Substanz auf, so daß sie im optischen Schnitt als chromatische Ringe erscheinen. In deren Innerm erscheinen dann feine Körner und damit ist ein Gametenkern gebildet. Die jungen Kerne gelangen nun an die Peripherie des Haufens und hier umgeben sie sich alsbald mit einem hellen Hof. In diesem Zustand geraten sie in das Plasma des Macrogametocyten, in dem sie, wohl durch die Strömung, verteilt werden. Dabei wächst der helle Hof zu einem kleinen Protoplasmaleib an und somit erhalten wir den in Fig. 54 wieder-

gegebenen Zustand eines Tieres, in dessen Plasma bereits zahlreiche junge Gameten zerstreut liegen (*g*), während noch weiterhin neue von einem einheitlichen Sporetienhaufen ausgebildet werden. Ist der Prozeß zu Ende geführt, so haben wir eine Mastigamöbe vor uns, deren Plasmaleib dicht mit kleinen Zellen angefüllt ist, wie es z. B. die später noch zu besprechenden Fig. 61 und 64 zeigen.

Dem Leser wird sich wohl bei dieser Schilderung zunächst der gleiche Gedanke aufdrängen, den ich auch hatte, daß es sich hier vielleicht um Parasiten handeln könne. Mir war der Gedanke besonders naheliegend, da ich ja genau die Präparate unseres leider so früh verstorbenen Hans Prandtl kannte, dem es gelungen ist, den Entwicklungskreis einer *Allogromia* zu eruieren, deren geschlechtliche Prozesse im Innern der *Amoeba proteus* oder anderer Protozoen vor sich gehen (Prandtl 1907). Es hatte sich dabei gezeigt, daß Amöben in geradezu unglaublicher Weise infiziert sein können, ohne daß ihre vegetativen Funktionen darunter litten. Mein Verdacht ward erst definitiv entkräftet, als ich das Ausschlüpfen der Gameten beobachtet hatte und aus ihnen wieder die *Mastigella* züchten konnte.

Der zweite Modus der Entstehung der Macrogameten schließt sich mehr an die eingangs generell gegebene Schilderung der Sporetienbildung an. Weder die Nucleolarsubstanz noch auch dementsprechend die Sporetien werden zu einer Kugel vereinigt. Die erstere verteilt sich in Strängen im Plasma und die Sporetien folgen dem mehr oder weniger. Es kommen dann Bilder, wie Fig. 57, zustande. Nun beginnt an irgend einer Seite dieser Masse die Umbildung der Chromatinpartikel zu Gametenkernen in genau der gleichen Weise, wie es oben geschildert wurde. Fig. 58 zeigt den Prozeß im Gange, Fig. 59 nahe seiner Vollendung. Die Bildung der Gameten und ihre Verteilung im Plasma bietet weiter nichts Neues.

Der dritte Modus unterscheidet sich von den anderen dadurch, daß die frisch gebildeten Sporetien sogleich im Plasma überall verteilt werden. Dementsprechend verläuft auch die Bildung der Gametenkerne etwas anders. In Fig. 62 ist ein solcher Fall abgebildet. Die Sporetien sind noch in einer Art Centrum (*sp*) vereinigt, von dem aber Körnchenreihen und isolierte Körnchen sich überall hinaus ins Plasma verteilen. An einigen Stellen im Plasma hat bereits die Gametenbildung begonnen. Sie ist in Fig. 62 A bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Man sieht zunächst die Sporetien gruppenweise (*a*) oder auch einzeln in den Maschen des protoplasmatischen Wabenwerkes gelagert. Dann findet man Gruppen

von dicht gedrängten Körnchen (*b*), die sich dann noch enger miteinander vereinigen und zwar oft zu zwei nebeneinanderliegenden Kernanlagen (*c*). Um diese Häufchen sondert sich dann, noch ehe sie sich zu einem einheitlichen Kern konsolidiert haben, wieder der helle Hof (*d*) und dann erst beginnen die Körnchen miteinander zu verschmelzen (*e*) und bilden in derselben Weise wie sonst den Gametenkern. Es wurden aber auch in den Präparaten Fälle beobachtet, in denen die Verteilung der Sporetien im Plasma des Macrogametocyten von Anfang an eine ganz diffuse war. Ein solcher Fall ist in Fig. 60 abgebildet. Im Plasma diffus zerstreut findet man kleinere und größere Gruppen von Sporetien, sowie in Bildung begriffene oder fertige Gameten. Bei stärkerer Vergrößerung ist ihre der eben geschilderten ähnliche Bildung in verschiedenen Stadien in Fig. 60 A zu sehen. Nur in diesem Fall war es zu beobachten, daß in Gameten, deren Protoplasmaleib fertig gebildet war, der Kern noch ein Sporetienhäufchen darstellte. Zum Schluß dieser Schilderung sei mehr als Kuriosum darauf aufmerksam gemacht, daß die hier beschriebene Gametenbildung im Innern des Muttertieres einen Prozeß darstellt, der in seinen einzelnen Phasen in merkwürdigster Weise mit den Anschauungen übereinstimmt, die die Begründer der Zellenlehre von der Entwicklung der Zellen überhaupt hatten.

Wie der Protoplasmaleib der Gameten zustande kommt, ist mir nicht recht klar geworden. Daß sich, wie es sonst geschehen mag, ein Stück Plasma des Gametocyten um den Gametenkern sondert, ist hier nicht der Fall. Denn stets fand ich zuerst den hellen Hof, der an die berühmte Niederschlagsmembran erinnert. Wenn dann die Gameten heranwachsen, zeigen sie ein deutlich wabig strukturiertes Protoplasma. Vermittelnde Bilder, die dies erklären könnten, habe ich nicht gesehen.

Die Gameten erfüllen nun dichtgedrängt das Protoplasma. Sie zeigen meist eine länglich elliptische Form, sind aber auch oft kugelig und im Leben schon bei schwachen Vergrößerungen erkennbar. Auch der Kern ist im lebenden Tier gut sichtbar; bisweilen allerdings fiel mir auf, daß in den Gameten keine Spur davon zu sehen war. Die Erklärung dafür gaben mir Präparate, wie das in Fig. 61 abgebildete. Hier sind in zahlreichen Gameten Mitosen in verschiedenen Stadien zu sehen und es zeigte sich, daß es sich dabei um Reduktionsteilungen handelte. In Fig. 63 sind einzelne solche Gameten stärker vergrößert dargestellt. Ein erstes Stadium zeigt *a* mit einer kleinen Spindel, in deren Äquator zahl-

reiche winzig kleine und deshalb weder zählbare noch in ihrer Form bestimmbare Chromosomen liegen; *b* zeigt die Spindel sehr lang gestreckt und eine Art von Polkegeln von einer helleren inneren Zone abgesetzt. Näheres Detail ist wegen der Kleinheit des Ganzen nicht zu ermitteln. In *c* ist ein Stadium mit Tochterplatten dargestellt und *d* zeigt einen Gameten nach vollendeter Teilung. Am einen Pol liegt der Kern, am anderen eine unregelmäßige chromatische Masse, der Reduktionskörper. Es wäre natürlich sehr interessant gewesen, festzustellen, ob eine oder zwei Reduktionsteilungen vorliegen. Darüber konnte ich aber keinerlei Sicherheit erhalten, da die Reduktionskörper keinen Anhaltepunkt gaben und aus den Mitosen sich ebenfalls nichts schließen ließ.

Nunmehr ist das ganze Tier dicht erfüllt mit reifen Macrogameten und bietet entweder den Anblick, wie er in Fig. 64 bei starker Vergrößerung dargestellt ist. Es sind nur die in einer Ebene liegenden Gameten eingezeichnet, in Wirklichkeit sind es viel mehr. Ich schätze ihre Zahl auf 200—300. In den meisten erkennt man noch den Reduktionskörper. In dem abgebildeten Tier fand sich außerdem noch eine große dem Kern anliegende Masse Nucleolarsubstanz. Es ist dies der einzige Fall, in dem ich noch Nucleolarsubstanz in größeren Mengen nach der Gametenbildung fand. Über die Bedeutung dieser Erscheinung vermag ich mir keine Vorstellung zu machen. Bacteroiden sind immer noch in großer Menge vorhanden und im übrigen kriecht der Macrogametocyt umher und zeigt immer noch keinerlei Veränderungen seiner vegetativen Funktionen. Auch der Kern ist noch vollständig intakt, die einzige Veränderung, die er zeigt, ist, daß die chromatischen Körnchen der äußeren hellen Zone nicht mehr vorhanden sind und die innere Körnerkugel sich nicht mehr so stark wie vorher färbt. Im Leben sind solche Tiere, besonders wenn sie viel Nahrung enthalten, die die Gameten verdeckt, nicht von gewöhnlichen zu unterscheiden. Erst jetzt beginnt der Macrogametocyt sich zu encystieren. Den Detailvorgang der Encystierung will ich erst bei den Microgametocyten schildern, wo ich ihn besser verfolgen konnte. Es sei nur bemerkt, daß bei der Bildung der sehr zarten und durchsichtigen, aber resistenten Cystenhülle die Klebkörner eine Rolle spielen. Dementsprechend zeigt das gerade im Moment der Encystierung abgetötete Tier (Fig. 65) die ganze Oberfläche mit Klebkörnern dicht bedeckt und charakteristischerweise war auch der Körnchenbesatz um den Kern vorhanden.

Die weiteren Vorgänge bis zum Ausschlüpfen der Gameten lassen sich begreiflicherweise nur nach dem Leben schildern. Fig. 6

zeigt eine solche Macrogametocyste nach dem Leben gezeichnet. Sie ist umgeben von einer bei sehr starker Vergrößerung doppelt konturierten Membran. Das Plasma ist von zahlreichen großen Vacuolen durchsetzt, in denen bisweilen noch Reste ganz oder halbverdauter Nahrung liegen. Zahlreiche Bacteroiden fallen durch ihre starke Lichtbrechung auf, ebenso kleine Körnchen, die eine Molekularbewegung zeigen. Der Kern enthält einen größeren und einige kleinere Binnenkörper und zeigt dasselbe schöne achromatische Wabenwerk, wie es vor der Teilung auftrat. Er ist umgeben von dem Kranz der uns wohlbekannten Körnchen. Die zwischen den Vacuolen liegenden Protoplasmazüge sind dicht erfüllt mit den Gameten, die genau Kugelgestalt haben und in ihrer Größe etwas differieren. Um das Bild nicht zu verwirren, sind nicht so viele dargestellt als wirklich vorhanden waren. Bei stärkster Vergrößerung zeigen sie feine Körnchen im Protoplasma, und hier und da auch den Kern. In diesem Zustande konnte ich die Cysten bis zu 24 Stunden beobachten. Dann sieht man mit einemmal einige der Vacuolen im Plasma zusammenfließen, so daß es noch gröber vacuolisiert wird wie bisher, und jetzt fangen auch die Gameten an sich zu bewegen. Bald hier, bald da sieht man einen von ihnen ruckweise eine kurze zuckende Bewegung ausführen, dann liegt er wieder eine Zeitlang still. Dieser Zustand dauert etwa 1 Stunde an, dann hebt sich plötzlich der Inhalt der Cyste von deren Membran ab, die so deutlich wird, und bringt so ein Bild zustande, das an ein befruchtetes Seeigelei mit weit abgehobener Dotterhaut erinnert. Der Prinzipalkern war bisher ganz unverändert; jetzt platzt plötzlich das Caryosom, d. h. man sieht es unter dem Mikroskop mit einem Schlage verschwinden, auch die übrigen Kernstrukturen werden undeutlich, und schließlich ist der ehemalige Kern nur noch an der Membran mit ihrem Körnchenbesatz zu erkennen. Dies Stadium ist in Fig. 7 dargestellt; man sieht vor allem die jetzt dichtgedrängten Gameten, die lebhaft hin und her zucken. Nach einer halben Stunde gelingt es ihnen endlich, sich aus dem Rest des Mutterkörpers zu befreien und in den durch das Platzen der Plasmavacuolen mit Flüssigkeit gefüllten Raum unter der Cystenmembran zu gelangen. Erst jetzt erkennt man, daß jeder Gamet eine lange Geißel besitzt, mit der er lebhaft umherschwimmt, bis plötzlich von dem wilden Trubel in ihrem Innern die Cystenhaut platzt und die Gameten austreten (Fig. 8).

B. Die Entwicklung der Microgametocyten.

Bei der Entwicklung der Microgametocyten können wir uns wesentlich kürzer fassen, da zahlreiche Details genau sich vollziehen wie bei den Macrogametocyten. Für die Beobachtnng im Leben sind die Microgametocyten aber noch günstiger, weil sie sofort mit Beginn der Entwicklungsprozesse in ein Ruhestadium eintreten. Hier läßt sich der Prozeß der Encystierung, der etwa in einer Stunde abläuft, anch sehr schön verfolgen. Ein Tier, das im Begriff steht dies zu tun, ist sogleich daran zu erkennen, daß es keine fingerförmigen Pseudopodien zeigt. Man sieht vielmehr aus dem abgerundeten Körper bald nach dieser, bald nach jener Seite hin breite Ectoplasmasäume vorfließen. Den Eindruck, den man dabei erhält, möchte man so ausdrücken, daß das Tier nnschlüssig erscheint, nach welcher Seite es sich wenden soll. Die Ectoplasmamassen zeigen aber auch eine Besonderheit gegen sonst, sie sind nämlich auf das deutlichste feinwabig gebaut. Da man, wie bereits oben erwähnt, für gewöhnlich diese Strnktur des Ectoplasmas nur im gefärbten Präparat sehen kann, so muß man wohl annehmen, daß in diesem Moment eine chemische Veränderung des Protoplasmas statthat, die die Lichtbrechung von Wabenwand und -inhalt so verändert, daß sie nunmehr dnrch ihre Differenz sichtbar werden, während sie vorher wohl vorhanden, aber durch gleichmäßiges Lichtbrechungsvermögen nicht nachweisbar waren. Nachdem dieser Prozeß der Ectoplasmavorwölbungen eine Zeitlang vor sich gegangen ist, tritt schließlich Rnhe ein, indem jetzt eine Kugel vorliegt, in der ein centrales dichtgekörntes Entoplasma mit dem Kern von einem hyalinen Ectoplasmasaum mit feinwabiger Struktur umgeben ist. Die rechte Hälfte der Fig. 10 zeigt dieses Stadium nach dem Leben. Die Wabenstruktur des Ectoplasmas ist aber für die gewählte Vergrößerung zu groß eingetragen, um nicht der Abbildung einen unnötigen Umfang zu geben. Während dieses ganzen Prozesses hatten sich an der Oberfläche der Kugel die Klebkörner dicht angesammelt, wie die linke Hälfte der Fig. 11 darstellt. Und diese sieht man nun mit einemmal verschwinden und statt dessen eine doppelt kontnrierte, ein wenig gelblich schimmernde Cystenmembran auftreten. Stellt man im Moment ihrer Bildung auf die Oberfläche ein, so erhält man das in Fig. 11 wiedergegebene Bild: die Oberfläche ist bedeckt mit zarten langen Fäden (die nicht etwa durch Falten vorgetäuscht werden), von denen oft mehrere parallel laufen. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich sie von den schlierenartig aus-

gezogenen Klebkörnern ableite, die auf diese Weise die Cystenmembran bilden.

Die fertigen Cysten sind in ihrer Größe außerordentlich verschieden. Sie schwankt im Durchmesser zwischen 55 und 80 μ. Dies hängt wohl im wesentlichen davon ab, wieviel Nahrungsreste und dementsprechend große flüssigkeitsgefüllte Vacuolen noch im Plasma vorhanden sind. Der Unterschied zwischen Ecto- und Entoplasma hat sich mit Abschluß des Vorganges wieder völlig ausgeglichen. Im Innern der vollständig durchsichtigen Cyste liegt der große Kern von bekannter Struktur, außerdem zahlreiche Bacteroiden und lichtbrechende tanzende Körnchen. Erst jetzt beginnt die Sporetienbildung aus dem Kern, die in gleicher Weise stattfindet wie bei den Macrogametocyten, so daß wir uns kurz fassen können. Auch hier beginnt der Prozeß mit der Bildung von Nucleolarsubstanz, die sich im Plasma verteilen kann, wie Fig. 66 zeigt. Um jede Masse dieser Substanz liegen die Bacteroiden in großer Zahl. Im Kern dieser Figur erkennt man auch bereits die peripheren Chromatinkörnchen, die die Sporetienbildung einleiten. Diese häufen sich wieder an der Kernoberfläche an, wie es oben geschildert wurde, und zwar lassen sich ebenfalls verschiedene Typen beobachten. Einmal kann sich genau wie bei den Macrogametocyten eine kompakte einheitliche Sporetienmasse dem Kern anschmiegen, wie es in Fig. 67 dargestellt ist. In diesem Fall geht die Entwicklung zunächst wie bei den Macrogametocyten so weiter, daß sich die Masse vom Kern loslöst und als einheitlicher Haufen neben diesem liegt. Die Bildung des Gameten erfolgt aber erst, wenn die Sporetien sich, was innerhalb weniger Stunden geschieht, diffus im ganzen Plasma verteilt haben, wie sehr schön im Leben zu beobachten ist. In einem anderen Fall sammeln sich die Sporetien rings um den Kern an (Fig. 68) und verteilen sich erst von hier aus. Diese Verteilung kann dabei so vor sich gehen, daß sie reihenweise unter der Oberfläche der Cyste vorrücken, wie es in Fig. 70 dargestellt ist. Oder aber die Sporetien häufen sich an einer Seite des Kernes an, um von hier strahlig innerhalb der Plasmastränge an die Peripherie zu wandern (Fig. 69). Ein solches Stadium wurde auch für die Abbildung nach dem Leben Fig. 4 gewählt, eine nähere Erklärung ist wohl nicht nötig. Das Vorrücken ins Plasma auf verästelten Straßen zeigt Fig. 71.

Die Ausbildung der Gameten, deren Detail wie gesagt genau wie bei den Macrogameten verläuft und deshalb nicht nochmals besonders geschildert werden soll, erfolgt also meist diffus im Plasma. Es kommt aber auch vor, daß im Plasma sich die Sporetien erst

wieder zu Gruppen ansammeln. Es dürfte dies wohl mit der Nucleolarsubstanz zusammenhängen, die ja auch wohl hier das Chromatin organisiert. Fig. 72 zeigt ein sehr charakteristisches solches Stadium, in dem außer den peripheren Sporetienhaufen auch noch reiche, den Kern umgebende Nucleolarsubstanz vorhanden ist. Die fertigen Gameten füllen nun wieder dichtgedrängt die Cyste an, wie Fig. 73 zeigt. Ob auch bei ihnen Reifeteilungen vorkommen, konnte icb nicht direkt beobachten. Abgesehen aber davon, daß dies schon an und für sich wahrscheinlich ist, fand sich in fertigen Gameten, wie Fig. 75 erkennen läßt, meist eine chromatische Masse vor, die dem Reduktionskörper der Macrogameten so sehr gleicbt, daß zweifellos auch das gleiche vorliegt.

Was die Entwicklung der Microgametocyten weiterhin charakterisiert, ist, daß bei ihnen im Gegensatz zu den Macrogametocyten der Kern alsbald nach der Sporetienbildung degeneriert. In Fig. 72 sehen wir ihn bereits in ganz anormalem Zustande, verkleinert und chromatinarm. In Fig. 73 zeigt er die typischen Degenerationserscheinungen, Zerfall und starke Vacuolisierung des Caryosoms. In der Cyste Fig. 74 ist er völlig degeneriert, bildet eine flache kuchenartige Masse, die dicbt mit stark färbbaren Stäbchen angefüllt ist. Eine ähnliche solche Cyste ist nach dem Leben in Fig. 5 dargestellt, in ihr war aber der Kern überhaupt vollständig verschwunden. Diese Verschiedenheit im Verhalten des Kernes scheint, wenn Awerinzew's (1906) kurze Angaben richtig sind, ein Analogon bei *Arcella* zu haben. Er schreibt: „Bei *Arcella* schlägt die Degeneration der primären Kerne (der Stoffwechselkerne) bei dem Beginn des Reproduktionsprozesses zweierlei Wege ein: entweder verlieren diese Kerne allmählich ihr Chromatin und existieren noch zu der Zeit, wo in dem Protoplasma der betreffenden Rhizopode infolge der Konzentration der chromidialen Substanz die neuen, sekundären Geschlechtskerne auftreten, oder aber die primären Kerne werden noch vor der Differenzierung der sekundären Kerne, nachdem sie etwas Chromatin eingebüßt haben, aus dem Protoplasma nach außen gestoßen, wobei nach einem derartigen Ausstoßen in dem Protoplasma von *Arcella* ebenso wie wir dies auch in dem ersteren Fall gesehen haben, eine gewisse Anzahl von Geschlechtskernen auftritt.“ In ersterem Fall werden dann Microgameten, im letzteren Macrogameten gebildet. (Das umgekehrte Verhältnis bei *Arcella* ist nur scheinbar, weil die Macrogameten der *Mastigella* ja morphologisch Microgameten zu vergleichen sind.) Die Cyste ist jetzt reif, um die Gameten ausschlüpfen zu lassen. Dies geschieht aber in

einfacherer Weise wie bei den Macrogameten, ohne daß sich der Cysteninhalt von der Membran abhebt, sondern durch einfaches Platzen, wobei die Microgameten, die der Geißel entbehren, aus der Cyste herausgeschleudert werden. Es bleiben dabei aber immer zahlreiche Gameten, die nicht frei werden, innerhalb der zusammenfallenden Membran zurück, und ein solches Präparat ist in Fig. 75 dargestellt.

C. Die Copulation und metagame Entwicklung.

Die ausgetretenen Macrogameten haben einen Durchmesser von im Durchschnitt 3,6 μ, wenn die Größe auch einigermaßen schwankt. Sie sind absolut kugelig und lassen den kleinen Kern im Innern erkennen und ein feinschaumiges Protoplasma, dem kleine Körnchen eingelagert sind. An einem Ende entspringt aus einem deutlichen Körnchen eine 15—18 μ lange Geißel. Im Ruhezustand wird sie wie eine Borste starr ausgestreckt. Hat man eine Macrogametocyste isoliert und die Gameten sind ausgeschlüpft, so schwimmen sie zuerst durch heftiges Schlagen mit der Geißel lebhaft umher, ohne daß sie aber sich dabei weit von der verlassenen Cystenhaut entfernen. Nach etwa einer halben Stunde liegen aber die meisten still und schlagen langsam mit der nach aufwärts gewandten Geißel, die dabei die in Fig. 12 gezeichnete Biegung zeigt. Nach einer weiteren Stunde hört auch diese Bewegung auf und nach einigen Stunden sind die Gameten tot.

Die Microgameten messen im Durchschnitt 2,8 μ im Durchmesser und zeigen viel geringere Schwankungen in der Größe. Es sind ebenfalls kugelige Körperchen, deren Kern nicht immer zu sehen ist (Fig. 12a). Sie bleiben da liegen, wo sie beim Ausschleudern aus der Cyste hingerieten, da ihnen ja die Geißel und somit die Bewegungsfähigkeit fehlt. Ihre Lebensdauer ist eine größere als bei den Macrogameten, denn sie wurden noch nach 48 Stunden intakt gefunden.

Die Copulation der Gameten läßt sich beobachten, wenn man eine Anzahl verschiedenartiger Cysten unter dem Deckglas isoliert hat. Liegt eine Macro- und Microgametocyste nahe genug beieinander, so schwimmen die Macrogameten auf die Microgameten zu und verschmelzen mit ihnen. In Fig. 12c ist der Beginn dieses Prozesses gezeichnet, in d ist er weiter gediehen und die Zygote hat eine nierenförmige Gestalt angenommen. Die Geißel des Macrogameten bleibt dabei erhalten und wird zur Geißel der neuen Generation. Natürlich wird wohl eine Kernverschmelzung der beiden

Gameten stattfinden. Im Leben konnte ich sie aber nicht sehen nnd Präparate dieser Stadien waren nicht zu erhalten. Die junge Zygote erscheint nun als ein kleiner Flagellat und behält bis auf weiteres diesen Zustand auch bei. Im gefärbten Zustand zeigt sie nicht mehr als auch im Leben wie Fig. 80 beweist.

Der kleine Flagellat wächst nnn heran und zwar ziemlich schnell. Schon nach 18 Stunden hat er den 3fachen Durchmesser erreicht, wie Fig. 13 zeigt. Sein Protoplasma erscheint lockerer wie bisher, enthält meist an einem Pol gelagert zahlreiche lichtbrechende Körnchen und im Centrum den Kern, der stärker angewachsen ist, als seinem ursprünglichen Größenverhältnis zum Plasma entspricht. Von einem stark lichtbrechenden Körnchen entspringt die Geißel und nicht weit von ihrer Basis liegt eine kleine contractile Vacuole, die in regelmäßigen Abständen von 14 Sekunden pulsiert. Der Flagellat, den man seinem Bau nach zu den Monadinen stellen würde, liegt meist ganz ruhig und führt dabei mit der Geißel regelmäßige, wellige Schlagbewegungen aus. In diesem Zustand wächst er weiter heran, indem er sich von herbeigestrudelten Bacterien nährt und erreicht bereits 48 Stunden nach der Copulation die in Fig. 14 gezeichnete Größe von 14 μ Durchmesser. Der Kern ist unverhältnismäßig stark angewachsen, Geißel, Unbeweglichkeit und contractile Vacuole unverändert. Und jetzt beginnt der Flagellat sich lebhaft durch eine typische Flagellatenteilung zu vermehren. Fig. 15 zeigt einen solchen Teilungszustand, der sich durch die geradlinig scharf einschneidende Teilungsfurche charakterisiert. Die frisch aus der Teilung hervorgegangenen Individuen sind lang eiförmig und schwimmen sehr lebhaft mit der Geißel nach vorne umher (Fig. 16). Bald kugeln sie sich aber wieder ab, schwimmen noch eine Zeitlang herum, bleiben dann liegen und wachsen wieder auf die alte Größe heran. Auf diese Weise erhielt ich sowohl unter dem Deckglas, wo ein reicher Bacterienrasen gute Nahrung bot, als auch in Uhrschälchenkulturen, die viele reife Cysten enthalten hatten, in wenigen Tagen zahllose Flagellaten. Im Uhrglas sammelten sie sich meist am Rand an. Wir haben also in der metagametischen Entwicklung der *Mastigella* einen monasartigen Flagellatenzustand, der längere Zeit anhalten kann. Es ist dies kein isoliertes Vorkommnis bei den Rhizopoden; erst kürzlich wurde von Prandtl (1907) für *Allogromia* ein der Ausbreitung der Art dienendes Flagellatenstadium beschrieben.

Nach einigen Tagen derartiger Vermehrung hörten aber die Teilungen auf und es war auffallend, daß alle Tiere eine starke

Tendenz zur Formveränderung zeigten. Anfänglich waren es nur stumpfe Höcker, die gebildet wurden, wie es ja auch bei echten Flagellaten beobachtet wird (Fig. 17). Bald konnte man aber sehen, daß die Flagellaten große Bacterien in derselben Weise umflossen und verzehrten, wie es die erwachsene *Mastigella* tut, was Fig. 18 schön zeigt. Und schließlich traten gelegentlich an der Oberfläche feine spitze Pseudopodien auf, wie Fig. 19 zeigt. Oder aber es wurde ein breites hyalines Pseudopodium vorgestreckt, wie in Fig. 20 zu sehen ist. Kurzum, der Flagellat ging in den Zustand der Mastigamöbe über. Die typische Wanderform mit einem großen hyalinen Pseudopodium, auf dessen Spitze die Geißel sitzt und das auch seitliche Pseudopodien treibt, wurde beobachtet (Fig. 21) und endlich stellten sich auch die Klebkörner ein, wie Fig. 22 zeigt. In diesem Stadium ließ sich auch bereits die typische Kernstruktur der *Mastigella* erkennen. Gefärbt ist ein der Figur 21 entsprechendes Tier in Fig. 81 abgebildet. Bis zu diesem Moment ließ sich die Entwicklung Schritt für Schritt unter dem Deckglas verfolgen. Weiter ging sie aber hier nicht und zwar glaube ich, daß die Ursache der eintretende Nahrungsmangel war, da von jetzt ab keine Bacterien mehr aufgenommen werden, sondern Algenfäden und Diatomeen in der für das erwachsene Tier geschilderten Weise. In den Uhrschälchenkulturen wuchsen sie dagegen weiter; Zeitangaben über das Alter sind hier natürlich nicht möglich. Im allgemeinen boten die jungen Tiere keine wesentlichen Besonderheiten dar. Im Anfang fand ich die Bewegung häufig strömend, etwa in der Art der *Amoeba proteus* (Fig. 23, 24). Das in Fig. 23 abgebildete Tier ließ schon die Körnchenzone um den Kern erkennen, während das in Fig. 24 sich durch den Besitz zahlreicher Stärkekörner im Entoplasma auszeichnete. Von dem weiteren Wachstum ist nur noch zu bemerken, daß gelegentlich an jungen Tieren eine Pseudopodienbildung auftrat, wie sie an Erwachsenen nie beobachtet werden konnte. Fig. 25 zeigt eine solche Form — immer noch bei der gleichen Vergrößerung wie die vorhergehenden Stadien — mit ihren außerordentlich langen und spitzen Pseudopodien. Bei diesem Exemplar war das Entoplasma dicht gefüllt mit teilweise grünen Körnchen. Die weitere Entwicklung bis zum ausgewachsenen Zustand bietet nichts Besonderes dar; das einzige Bemerkenswerte ist vielleicht, daß jüngere Tiere in noch viel höherem Maße durchsichtig sind als erwachsene, so daß sie manchmal nur bei völliger Abblendung sichtbar sind.

Zum Schluß dieses Abschnitts sei noch einmal kurz der Zeugungs-

kreis der *Mastigella vitrea* an Hand der schematisierten Skizze Fig. R rekapituliert. 1, 2, 3 zeigen die drei typischen Erscheinnngsformen der *Mastigella* in Ruhe, Fressen und Wanderung. Die vegetative Vermehrung geschieht dnrch eine mitotische Zweiteilung (3 a) mit langanhaltender Doppelkernigkeit (3 b). Die geschlechtliche Fort-

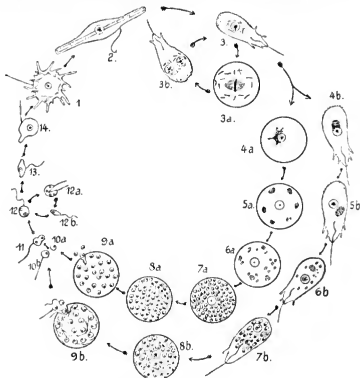


Fig. R.

pflanzung wird eingeleitet durch die Sonderung in Macro- und Microgametocyten, indem erstere weiterhin im amöboiden Zustand verharren und äußerlich in Bewegung, Nahrungsaufnahme usw. sich in nichts von gewöhnlichen Tieren unterscheiden. Im Innern geht aber inzwischen die Gametenbildnng vor sich. Im Kern gehen Veränderungen vor, die mit der Ausstoßung chromatischer Massen ins Protoplasma enden (4 b). Dieser Sporetienhaufen kann als einheitliche Masse beisammen bleiben und dann wie ein 2. Kern aussehen (5 b)

oder sich nach verschiedenen Typen im Plasma verteilen. Die einzelnen Sporetien wandeln sich dann, je nach ihrer vorherigen Verteilung etwas verschieden. in kleine Gametenkerne um, von denen sich ein jeder mit etwas Protoplasma umgibt (6 b). Schließlich ist der ganze Macrogametocyt vollständig mit Gameten erfüllt. Haben sie eine gewisse Größe erreicht, so bildet ihr Kern eine Richtungsspindel und es wird ein (vielleicht auch zwei) Reduktionskörper ausgestoßen. Jetzt kugelt sich das Tier ab und bildet eine Cyste (8 b). Nach einiger Zeit geht der alte Prinzipalkern zugrunde, die Gameten beginnen sich zu bewegen, der Inhalt der Cyste zieht sich von der Membran zurück, diese platzt und die Macrogameten werden frei (9 b).

Der Microgametocyt encystiert sich vor der Gametenbildung und bildet dann in gleicher Weise aus dem Kern die Sporetien (4 a). Diese wandern meist zur Peripherie und können hier zahlreiche Gruppen bilden (5 a). Aus ihnen bilden sich die Gametenkerne und Gameten in gleicher Weise wie beim Macrogametocyt aus (6 a). Der Prinzipalkern degeneriert hier schon im Beginn des Prozesses. Schließlich ist die Cyste wieder ganz mit Microgameten gefüllt (7 a) und platzt dann, wodurch die kleineren, geißellosen Microgameten frei werden (9 a), dazwischen liegt wahrscheinlich auch eine Reduktionsteilung (8 a). Die Gameten verschiedener Cysten copulieren miteinander (10, 11), wobei die Geißel des Macrogameten erhalten bleibt und die Geißel der neuen Mastigamöbengeneration bildet. Die Zygote nimmt aber zunächst monadenartige Flagellatengestalt an und vermehrt sich eine Zeitlang durch Längsteilung (12, 12 a, b). Nur die gerade aus der Teilung hervorgegangenen Individuen schwimmen umher, die anderen liegen am Boden und schlagen kurz mit ihrer Geißel. Nach einiger Zeit beginnt dann wieder die amöboide Bewegung und das Tier wächst zur Mastigamöbe heran (13, 14).

2. *Mastigina setosa.*

Die geschlechtliche Fortpflanzung der *Mastigina* ähnelt in vielen Punkten der der *Mastigella*, zeigt aber doch einige Verschiedenheiten, die besonders für unsere theoretischen Auffassungen von Bedeutung sind. Leider vermag ich sie nicht mit der Vollständigkeit zu schildern wie für *Mastigella*, da die *Mastigina* doch im Verhältnis zur monatelang nach tausenden vorhandenen *Mastigella* ziemlich selten war. Immerhin genügen die Daten, die ich besitze, um ein einigermaßen vollständiges Bild zu geben. Wie dort, so wurden auch hier alle vorliegenden Stadien oft oder doch mehrmals beobachtet.

A. Die Macrogametocyten.

Auch bei *Mastigina* ist von Anfang an eine Differenz zwischen Macro- und Microgametocyten zu erkennen. Sie äußert sich in gleicher Weise wie bei *Mastigella* darin, daß erstere bis zur Ausbildung der Gameten ungestört ihr vegetatives Leben weiterführen, während letztere sich sofort encystieren. Ich habe oben bereits kurz mitgeteilt, daß sich in der erwachsenen *Mastigina* stets im Protoplasma chromatische Partikel finden, die nach ihrem Schicksal als Sporetien zu bezeichnen sind (propagatorische Chromidien). Ihre Verteilung im Plasma kann eine verschiedenartige sein. Sie können einmal den Anblick bieten, wie ihn Fig. 42 zeigt, d. h. große chromatische Körner, die ziemlich regelmäßig im gesamten Protoplasma verteilt sind. Oder aber es sind nicht so zahlreiche Gruppen kleiner Körnchen wie Fig. 40 zeigt. Sie können dann ziemlich regelmäßig in einer Zone des Protoplasmas in den Kanten zwischen den Vacuolen liegen, wie besonders schön das der Fig. 76 zugrunde liegende Tier zeigt. Ihre Sporetiennatur erweisen diese Körnchen, sobald die Fortpflanzung beginnt, indem sich aus ihnen die Gametenkerne entwickeln. Dies kann aber auch hier wieder in etwas differenter Weise, je nach der Verteilung der Sporetien vor sich gehen. Ein Beispiel ist in Fig. 77 abgebildet. Hier bildeten sich die Kernchen aus größeren Chromatinkügelchen, die sich auflockern und ringförmig im optischen Schnitt erscheinen. Dann wachsen sie heran und nehmen typische Kernstruktur an. Die Verteilung dieser jungen Gametenkerne im Plasma ist dabei eine ganz unregelmäßige. In Fig. 77 liegen viele auf einen Haufen gedrängt im Hinterende des Tieres, in anderen Fällen waren sie diffus durch das Plasma verteilt usw. Waren die Sporetien schon vorher in Form kleiner Körnchengruppen ausgebildet, so bilden sich die Kernchen, ganz ähnlich wie bei *Mastigella*, durch Zusammenschluß der Körnchen, wie Fig. 89 zeigt. Jedenfalls ist schließlich der Macrogametocyt dicht angefüllt mit kleinen Gametenkernen. Ein Unterschied gegen *Mastigella* besteht darin, daß die Kerne lange nackt im Plasma liegen bleiben, ehe sich um sie eine Protoplasmaportion sondert. An dem ganzen Prozesse nimmt der Kern der *Mastigina* nicht den geringsten Anteil, er verändert seine Struktur in keiner Weise und liegt stets ganz für sich an der Oberfläche. Wie weitgehend seine Unabhängigkeit ist, zeigt das in Fig. 43 abgebildete Tier, das bereits vollständig mit fertigen Gametenkernen angefüllt ist und sich trotzdem noch teilt. Ein Analogon

dazu bieten die Beobachtnngen PRANDTL's (1907) an *Allogromia*, bei der sich anch die Gametocyten noch teilen könuen.

Erst jetzt sondert sich nm die Gametenkerne ihr Protoplasma ab. In welcher Weise dies vor sich geht, vermag ich nicht zu sagen, da das lebende Tier nicht genügend durchsichtig ist nnd ich im gefärbten Präparat diese Stadien nicht erhielt. Jedenfalls ist das Ende des Prozesses das gleiche wie bei *Mastigella*, daß nämlich der Macrogametocyt vollständig mit Gameten gefüllt umherkriecht. Im Leben kann man dies besonders gnt am Hinterende erkennen, das durchsichtiger ist nnd zn dem durch die Strömung immer wieder die Gameten geführt werden. Das Hinterende eines solches Tieres ist in Fig. 26 nach dem Leben wiedergegeben (g = Gameten). Im gefärbten Präparat besitze ich dies Stadinm ebenfalls nicht, da die im Leben beobachteten Tiere bei ihrer relativen Seltenheit stets weitergezüchtet wurden und später, als dies nicht mehr nötig war, die geschlechtliche Fortpflanzung erlosch. Erst jetzt erfolgt, wieder in Übereinstimmnng mit *Mastigella*, die Encystierung, deren genauen Verlauf ich wieder für die Microgametocyten darstellen werde.

Die fertige Macrogametocyste ist in Fig. 9 nach dem Leben dargestellt. Die Cyste zeigt stets in typischer Weise die dort zu erkennende ellipsoidische Gestalt. Sie ist im Gegensatz zu der der *Mastigella* sehr dickwandig nnd fest. Die Cystenhülle besteht ans zwei verschiedenen Membranen; die innere (*ic*) ist ziemlich dünn, homogen und durchsichtig und zeichuet sich durch einen gelblichen Schimmer aus. Die äußere ist viel dicker aber nicht vollständig gleichmäßig, sondern an den Polen etwas stärker. Sie ist glashell aber durch und durch mit feinen Körnchen durchsetzt. Die innere Hülle ist nichts anderes wie die erhärtete Pelliculа des Tieres. Von der äußeren, deren Entstehung nicht direkt verfolgt werden konnte, nehme ich an, daß sie ans den verflüssigten Borsten entstand, was nicht so sehr merkwürdig ist, wenn wir die Homologie der Borsten mit den Klebkörnern zu Recht erkennen. Das Innere der Cyste ist ausgefüllt mit einer nngeheneren Menge dicht gedrängter Gameten (g). Sie müssen eine Geißel besitzen, da sie von Zeit zu Zeit ruckweise Bewegungen machen. Außerdem finden sich zahlreiche gelbe Ölkugeln (*oe*) unter der Oberfläche und kleine lichtbrechende Körnchen. Vom Kern ist in der dichten Gametenmasse nichts mehr zu erkennen. In diesem Znstand bewahrte ich die Cysten wochenlang auf, ohne daß die Gameten ansschlüpften. Unter welchen Bedingungen dies geschieht, ist mir rätselhaft; in den Kulturen muß es bald nach Auftreten der Cysten geschehen sein, da dort ganz

jnnge Tiere auftraten, die sich dann zu typischen *Mastiginen* weiter entwickelten.

B. Die Microgametocysten.

Wie bei *Mastigella* so beginnt anch bei *Mastigina* die Microgametenbildung mit der Encystierung. Ein im Begriff der Encystierung stehendes Tier ist an dem Fehlen der Geißel zn erkennen, die entweder abgeworfen oder resorbiert wurde. Ein solches bewegt sich träge und direktionslos hin und her. Am einen Ende des Körpers liegt der Kern, im Innern sind zahlreiche polygonale gelbliche Plättchen zu sehen. An dem dem Kern entgegengesetzten Ende tritt nnn eine Art von Bruchsack hervor, dessen Oberfläche auch mit den typischen Borsten bedeckt ist, aber keine Spur der Pellicula zeigt, die am Beginn des Sackes plötzlich anfhört (Fig. S_1). Die

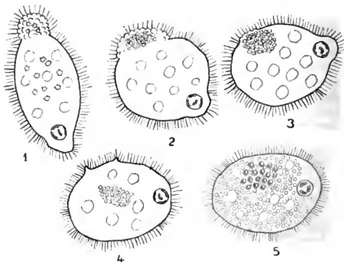


Fig. S.

Oberfläche des Sackes ist von lauter kngeligen Höckern begrenzt die dem Ganzen das typische Anssehen einer Maulbeere geben, womit FRENZEL trefflich derartige Bildungen verglich. Während nun das Tier nnter trägen plumpen Bewegungen seine Form fortgesetzt verändert, werden alle die gelben Plättchen allmählich durch die Plasmaströmnng in den hinteren Sack gebracht, bis das Plasma völlig frei

von ihnen ist (Fig. S_2). Dieser Prozeß war in dem gezeichneten Beispiel in 2 Stnnden vollendet. Und nnnmehr wird der Sack wieder in den Körper eingezogen, während sich über ihm die Pellicnla wieder schließt (Fig. S_3). Wenn dieser Prozeß beendet ist (nach etwa 3 Stnnden), hat der Körper eine breit ovale Gestalt (Fig. S_4). Nun beginnt er wieder hin- und herzurollen, streckt nach verschiedenen Seiten breite hyaline Lappen vor und kommt endlich nach einer weiteren Stunde zur Rnhe, indem er die typische ellipsoidische Cystenform annimmt. Dann folgen in kurzen Abständen noch einige convnlsivische Zuckungen mit Veränderungen der ganzen äußeren Form, bis nach ungefähr 5 Stunden vom Beginn des Prozesses dauernd Ruhe eintritt. Jetzt sieht man die Pellicula dicker werden nnd sichtlich zu einer derben gelben Membran erhärten. Die Borsten sind noch vorhanden und bleiben bei der Microgametocyste auch danernd erhalten (Fig. S_5). Die polygonalen gelben Plättchen hatten sich während des letzten Prozesses an einer Stelle der Oberfläche beisammen befunden, indem sie wie ein Mosaik beisammen lagen. Mit Beendigung der Encystierung verwandeln sie sich plötzlich in kugelige Öltröpfchen. Der Kern hat bis zum Schluß der Encystierung seine normale Struktnr in nichts geändert. In dem Plasma beginnen sich aber schon vor vollständigem Abschluß des Encystierungsprozesses Veränderungen abzuspielen (etwa nach 4 Stunden), die nun auch beobachtet werden können, weil durch die Ansammlung des deutoplasmatischen Materials an einem Punkte das Plasma jetzt durchsichtig ist. Man sieht plötzlich diffus im Plasma verteilt kleine lichtbrechende Kügelchen auftauchen, die nichts anderes sind als die Gametenkerne. Um sie tritt mit Vollendung der Encystierung ein heller Raum auf, das Plasma der Gameten, die nun immer größer werden. Zuerst sind sie in ihrer Größe sehr verschieden, etwa 8 Stunden aber nach Beginn des ganzen Prozesses sind sie alle gleich groß und erfüllen die jetzt fertige Cyste. Der Kern, der auf das schönste zu sehen ist, beginnt mit der Gametenbildnng zu degenerieren. Man sieht sein durch starke Lichtbrechung charakterisiertes Chromatin sich zu größeren Klnmpen zusammenballen nnd diese werden vacnolisiert. Mit Abschluß der Gametenbildnng ist der Kern vollständig verschwunden.

Dieser Schilderung nach dem Leben läßt sich auf Grund der Präparate nur wenig noch zufügen. Die Ausbildung der Gametenkerne aus den Sporetien erfolgt in genau der gleichen Weise wie bei den Macrogametocyten. Fig. 78 zeigt eine solche Microgametocyste etwa zur Zeit der convulsivischen Zuckungen vor Schluß der

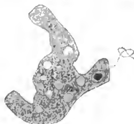
Encystierung, wodurch ihre unregelmäßige Gestalt bedingt wird. Im Innern findet die Bildung der Gametenkerne statt nnd zwar auch hier gruppenweise an verschiedenen Punkten der Cyste. In Wirklichkeit ist natürlich die Zahl der Gruppen eine viel größere, da nur ein optischer Schnitt gezeichnet ist. Viele Kerne sind schon fertig, andere in der bekannten Weise im Entstehen aus Sporetien begriffen. Der Kern der Cyste (Prinzipalkern) zeigt bereits die Zeichen beginnender Degeneration. Eine fertige Cyste zeigt endlich Fig. 79. Die an dem einen Ende der Pellicnla aufsitzenden gestielten Bläschen sind Protoplasmatröpfchen, die beim Abtöten ausgepreßt wurden. Die Gametenkerne liegen mit einer gewissen Regelmäßigkeit im Protoplasma zerstrent, ohne aber schon ihr Plasma um sich abgegrenzt zu haben. Diesen letzteren Prozeß konnte ich anch bei den Microgametocyten nur im Leben beobachten. Der Prinzipalkern ist in vollständiger Degeneration begriffen, hat unregelmäßige Conturen, enthält vacnolisierte chromatische Massen und große mit einer schwach färbbaren Flüssigkeit angefüllte Blasen.

C. Die metagame Entwicklung.

An dieser Stelle muß ich in der Darstellung des Entwicklungscyklus der *Mastigina* einige Fragezeichen einschalten, da wie gesagt das Ausschlüpfen der Gameten und ihre Copulation nicht beobachtet werden konnte. Wenn man aber die prinzipielle Übereinstimmnng der ganzen Vorgänge mit denen der *Mastigella* bedenkt, ist es wohl erlaubt anzunehmen, daß auch hier die Gameten in ähnlicher Weise copulieren. Ob allerdings der Copulation ein Flagellatenstadinm folgt, dafür fehlen mir alle Anhaltspunkte. Dagegen traten nach der Cystenbildung in meinen Kulturen die ganz jungen Mastiginen anf, die ich bis zur Umbildung in das erwachsene Tier verfolgen konnte, so daß ich diesen Teil des Cyklus abschließen kann.

Ihrer Größe nach können diese jungen Tiere nicht weit von der Zygote entfernt sein. Fig. 27 zeigt sie nach dem Leben, Fig. 83 im Präparat. Sie sind sofort an der eigenartig opaken Beschaffenheit ihres Plasmas zu erkennen. Im Vorderende des Körpers liegt der kleine kugelige Kern, und aus ihm entspringt die lange, nach vorn gerichtete Geißel. Im gefärbten Präparat erkennt man, daß der Kern einen großen chromatischen Binnenkörper besitzt und daß die Geißelbasis durch die Kernmembran hindnrch zu diesem tritt. Bei etwas größeren Tieren kann man dieses merkwürdige Verhalten sogar im Leben beobachten. Die Bewegnng dieser kleinsten Formen ist ein Schwimmen mit Hilfe der nur wenig sich bewegenden Geißel

unter ständiger amöboider Bewegung des Körpers. Nun wachsen die Tiere auf etwa das Doppelte heran, wobei die einzige Veränderung, die sie erleiden, ist, daß das Plasma eine deutliche feinkörnige Beschaffenheit annimmt. Jetzt aber vollzieht sich ein Prozeß von allergrößter Wichtigkeit. An der Oberfläche des Kernes wird eine chromatische, aus feinen Körnchen bestehende Masse ausgeschwitzt (Fig. 82), die, wie die stärker vergrößerte Fig. 82 A deutlich zeigt, halbmondförmig der an dieser Stelle nicht mehr sichtbaren Kernmembran anfliegt. Gleichzeitig ist der chromatische Binnenkörper des Kernes viel kleiner geworden. Wir haben hier nichts anderes vor uns als die Entfernung der Sporetien aus dem zuerst gemischten Kern, als die Trennung der somatischen und propagatorischen Kernsubstanz, die von jetzt ab für das ganze Leben erhalten bleibt. Die Sporetien rücken alsbald nach ihrer Elimination vom Kern ab und liegen als ein aus gleichmäßig großen, sehr stark färbbaren Körnchen zusammengesetzter Hanfen irgendwo im Plasma (Fig. 86). Anfangs glaubte ich eine Zahlenkonstanz dieser Sporetien nachweisen zu können, mußte mich aber bald von dessen Unmöglichkeit überzeugen. Um das weitere Schicksal dieser Sporetien zu erledigen, so liegen sie noch eine Zeitlang in einem gemeinsamen Haufen beieinander (Fig. 85) und verteilen sich dann in verschiedener Weise im Plasma (Fig. 84, 87, 88). Dabei erfahren sie bis zum erwachsenen Zustande eine bedeutende Vermehrung, und da nichts darauf hindeutet, daß aus dem Prinzipalkern neuer Nachschub erfolgt, so müssen sie sich wohl selbständig ernähren und vermehren. Übrigens müssen wir das gleiche ja auch für die Sporetien (sog. Chromidialnetz) der beschalten Rhizopoden annehmen.


Fig. T.

Die junge *Mastigina* selbst zeigt bei ihrem Heranwachsen von der Bildung der Sporetien an mancherlei interessante Besonderheiten. Das betrifft vor allem den Bewegungsmodus. Die Bewegung mit Hilfe der Geißel hört bald auf und an ihre Stelle tritt eine amöboide Bewegung von dem Typus der *Amoeba proteus*; Fig. T zeigt ein solches Tier mit seinen lappigen Pseudopodien. Dann folgt — es variiert dies etwas in der Zeit und der Größe der betreffenden Tiere

— eine ausgesprocben amöboide Bewegung durch Rollen auf der Unterlage, und in diesem Zustande können dann. das einzige Mal im Leben, fingerförmige Pseudopodien gebildet werden. In Fig. 85 ist das Hervorbrechen solcher Pseudopodien aus der Pellicula zu sehen, ein besonders schönes Exemplar mit zahlreichen langen Pseudopodien ist nach dem Leben in Fig. 28 abgebildet. Nun folgt eine Zeit, in der die Bewegung bereits typisch *mastigina*-artig ist. wo aber auf der Oberfläche merkwürdig zugespitzte stachelartige Pseudopodien ausgestreckt werden. In Fig. 29 ist ein Tier mit wenigen Stachelpsendopodien nach dem Leben dargestellt, ein größeres mit sehr vielen zeigt nach einem Präparat Fig. 84. Endlich folgt das typische *Mastigina*-Stadium (Fig. 87), in dem dann die Bildnng der Borsten aus Klebkörnern, wie schon oben gescbildert, erfolgt. Fig. 30 zeigt nach dem Leben eine solche Form, die dicht mit den Klebkörnern besät ist, und Fig. 88 im Präparat ein Tier mit den fertig gebildeten. allerdings noch kurzen und sehr dichten Borsten. Von hier aus bis zum ausgewachsenen Tier — ein Wachstnm auf etwa die 6fache Länge — ist nichts Besonderes mehr zu beobachten. In meinen Kulturen vollzog sich die gesamte hier geschilderte metagametische Entwicklung in etwa 3 Wochen.

Nach der Sporetienbildnng erfährt auch der Kern Veränderungen. die ihn zum typischen *Mastigina*-Kern machen. Er wächst stark heran, der chromatische Binnenkörper in seinem Innern lockert sich auf, zerfällt in einzelne Partikel (Fig. 87), die dann an die Peripherie rücken und mit Entwicklung der Borsten (Fig. 88) ist auch der typische *Mastigina*-Kern nahezu fertig. Die Geißel ist nicht mehr in das Innere des Kernes zu verfolgen. Im übrigen bietet sie gegen die erwachsene *Mastigina* nichts Besonderes.

Zum Schluß dieses Abschnittes sei wieder der Entwicklungscyclus der *Mastigina* an Hand des Schemas Fig. U kurz resümiert. Die vegetative Vermehrung geschieht durch Zwei-Teilung, wobei sich der Kern amitotisch teilt und der Körperoberfläche entlang wandernd die beiden Kerne an das entgegengesetzte Ende gelangen, worauf die Teilhälften auseinanderkriechen (1, 1a, 1b). Die geschlechtliche Vermehrung beginnt wieder mit einer Sonderung von Micro- und Macrogametocyten. Bei letzteren bilden sich zunächst aus den zeitlebens im Plasma verteilten Sporetien Gametenkerne (2b); um diese sondert sich etwas Protoplasma ab und so kriecht der Macrogametocyt mit intaktem Prinzipalkern vollständig mit Gameten gefüllt umher (3b). Nach einiger Zeit encystiert er sich, indem er eine eiförmige Cyste bildet, die von zwei Cystenhüllen umgeben ist.

von denen die innere von der Pellicnla stammt, die äußere wohl aus dem Borstenbesatz; der Prinzipalkern verschwindet in der Cyste (4 b). Der Prozeß der Microgametenbildung unterscheidet sich von dem geschilderten nur dadurch, daß der Microgametocyt sich sogleich encystiert und währenddessen die Gametenkerne gebildet werden (3 a). Die Cystenhülle besteht hier nnr aus der festgewordenen Pellicula, die Borsten bleiben erhalten. Der Kern degeneriert schon, bevor

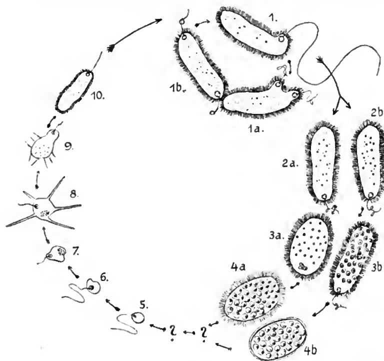


Fig. U

die Gametenkerne gebildet sind. Um diese sondert sich dann Plasma ab nnd die Microgameten sind fertig (4 a). Das Ausschlüpfen der Gameten nnd die Copnlation wurde nicht beobachtet. Die jungen, wohl direkt aus der Copnlation hervorgegangenen Tiere haben noch kein Chromatin im Plasma (5). Dies, d. h. die Sporetien, wird aber schon sehr früh aus dem Kern eliminiert (6) nnd verteilt sich dann im Plasma (7). Den jungen Tieren fehlt das Haarkleid nnd sie sind

imstande, fingerförmige Pseudopodien zn bilden (8). Nach einiger Zeit tritt die charakteristische Rollbewegung ein nnd auf der Oberfläche entstehen stachelige Pseudopodien (9), endlich werden die Borsten ans Klebkörnern gebildet nnd der Kern nimmt auch seine definitive Struktur an.

IV. Systematisches.

Es erscheint notwendig, an die Schilderung der Lebensgeschichte der beiden Mastigamöben einige Betrachtungen über die Systematik dieser Gruppen anzuschließen, und zwar ist znnächst die Aufstellung der beiden neuen Spezies zu rechtfertigen. Was die *Mastigina setosa* anbetrifft, so ist dies leicht, da ein so auffallender Organismus selbst in der nnvollkommensten Beschreibung wiederzuerkennen wäre. Soviel mir bekannt wnrde, ist aber K. C. Schneider der einzige, der nnsere Form schon beobachtete. Seine Schilderung lautet: „Ich hatte Gelegenheit, eine Mastigamoeba zu untersuchen, die sich von der *M. aspera* Schulze nur durch den Besitz von feinen starren Cilien (Borsten) unterschied. Da sich aber auch Exemplare ohne den Borstenbesatz fanden, so zweifle ich nicht an der Identität und wende den Schulze'schen Namen auf meine Form an. Die genauere Untersuchnng zeigte folgendes: Es ist eine deutliche Pellicula, d. h. ein feines Häutchen, das sich vom Ectosark scharf abhebt, ausgebildet und auffällig charakterisiert dnrch eingelagerte glänzende Körnchen, die sich — je eines — an der Basis einer Cilie finden nnd daher als Basalkörner zn deuten sind (Fig. 7). Auch Blochmann beobachtete an der Basis jeder Cilie bei seiner *Pelomyxa* einen glänzenden Pnnkt, „wie man ihn ja leicht an den Cilienursprüngen der Infusorien sieht," der also jedenfalls anch ein Basalkorn repräsentierte. Die Beziehung der feinen, relativ langen Borsten zu den Körnchen war an gelegentlich auftretenden knrzen Psendopodien besonders deutlich zu erkennen (Fig. 7c und d). Aber anßer den Borsten fanden sich auch knrze stäbchenförmige Gebilde auf der Pellicula (Fig. 7e), die mir identisch mit den von Schulze beschriebenen Rauhigkeiten an der Oberfläche seiner Form zu sein scheinen. Ich möchte die Ansicht äußern, daß es sich hier um junge Borsten handelt, die vom Basalkorn, aus dem sie hervorwachsen dürften, noch nicht scharf gesondert sind. Eine Fortsetzung der Rauhigkeiten oder der Borsten ins Innere des Ectosarks hinein, etwa in Form eines Wurzelapparates war nirgends zu beobachten.

während gerade die Beziehung der uns hier nicht weiter interessierenden Geißel zum Kern, also ihre Fortsetzung ins Plasma, ohne weiteres festgestellt werden konnte (Fig. 7a).

Für *Dactylosphaerium* beschreiben Hertwig und Lesser ein ähnliches rauhes Aussehen der Pseudopodien, bringen es aber zur Contraction in Beziehung und vergleichen die Rauhigkeiten mit den Zöttchen, wie sie am Hinterende fast aller Amöben bei der Bewegung beschrieben wnrden. Indessen bat diese Zottenbildnng nichts mit Contractionszuständen zu tun, und ferner fand ich eine Amöbe, die in ihrem Anssehen ganz dem *Dactylosphaerium* glich, die aber anch an den gestreckten Pseudopodien (sowie am ganzen Körper) mit Rauhigkeiten bedeckt war. Diese kleinen Höcker schienen mir im wesentlichen identisch mit denen der Mastigamöba, so daß ich nicht Bedenken trage, mit Bütschli die Hertwig-Lesser'sche Form mit der Schulze'schen (und Leidy'scben) zu vereinigen. Mangel oder Vorhandensein einer Geißel erscheinen mir nicht von besonderer Bedeutung, da erstens die Geißel leicbt übersehen, zweitens aber auch ihr Mangel ein rein znfälliger sein kann. Ich fand ein Tier (ohne Borsten, aber doch am Kern leicbt als hierher gehörig erkennbar), das nur einen Geißelstnmmel besaß und derart die Möglichkeit völligen Verlustes nahe legte."

Es unterliegt nach dieser Beschreibung und der Abbildung gar keinem Zweifel, daß uns die gleiche Form vorlag. Ich kann aber nicbt zugeben, daß sie in irgend einem näheren Zusammenbang mit *Mastigamoeba aspera* steht. Schneider begründet dies vor allem mit der Annahme, daß das Vorhandensein und Fehlen der Borsten nnwesentlich sei und daß sie aus den Ranhigkeiten der *M. aspera* abgeleitet werden könnten. Ich kann beides nicht zugeben. Schneider macbt leider keine Größenangaben über die borstenlosen Exemplare, die er beobachtete. Icb sebe die Tiere jetzt schon seit fast 4 Monaten nahezn täglich und habe niemals ein erwachsenes Tier ohne Borsten gefunden. Daß sie in der Jugend fehlen, kann aber hier unberücksichtigt bleiben, da Schulze's Mitteilnngen seinen Maßangaben nach sich auf sebr große Tiere beziehen und nicht anf die sehr kleinen Jugendstadien. Ich muß also die Borsten für einen dnrcbaus konstanten nnd deshalb anch systematisch verwertbaren Charakter ansehen und das um so mehr, wenn man ihre oben gescbilderte Rolle bei der Encystierung bedenkt. Was den zweiten Punkt anbetrifft, so bin ich ja anch von der Homologie der Borsten und Raubigkeiten (richtiger Klebkörner) überzengt. Die Homologie ist aber nur vergleichend morphologisch, ist keine Identität, um so mehr als die

Borsten konstant sind, die Klebkörner aber, nach allem was wir wissen, nach physiologischem Bedürfnis anftreten. Schneider berücksichtigt aber anch gar nicht die Psendopodienbildung, die doch im allgemeinen bei Rhizopoden unter normalen Bedingungen konstant ist. Die *M. aspera* verhält sich da aber nach Schulze folgendermaßen: „Trotz der mannigfach wechselnden änßeren Gestalt des Körpers, welche wie bei den meisten Amöben in ständiger Wandelung zu sein pflegt, läßt sich doch eine gewisse Grundform, welche sehr häufig wieder erscheint und am längsten bewahrt wird, nicht verkennen. Dieselbe kann im allgemeinen mit derjenigen einer horizontal liegenden Spindel verglichen werden, welche am einen Ende nur ganz leicht, am anderen stärker abgerundet, von oben und nnten aber kuchenförmig abgeplattet ist. Von der Oberfläche des Körpers erheben sich, soweit sie nicht der Unterfläche aufliegt, zahlreiche fingerförmige Pseudopodien, von der Länge des Körperdurchmessers, welche gewöhnlich einfach, seltener an der Basis vereinigt sind, und mit einem abgerundeten, bisweilen etwas konisch verschmälerten, niemals aber fadenförmig oder ganz spitz auslaufenden Endteile aufhören. Wenn auch die Stellung und Richtung dieser bald weit ausgestreckten, bald in den Weichkörper sich spurlos zurückziehenden Pseudopodien eine sehr wechselnde nnd im einzelnen unbestimmte genannt werden muß, so läßt sich doch auch hierin eine gewisse Gesetzmäßigkeit der Anordnung bemerken, welche, wenn man sie einmal beobachtet hat, meistens sehr deutlich hervortritt. Es finden sich nämlich bei der vorhin angegebenen Normalgestalt des Tieres die fingerförmigen Pseudopodien auf der gerade nach oben gewandten, also der Rückenfläche nur wenig entwickelt, werden dagegen an den beiden Seitenrändern und dem spitzeren, beim Kriechen stets nach vorn gewandten, sagen wir daher einfach vorderen Ende weit ausgestreckt. — — Dadurch nun, daß die bedeutenderen Pseudopodien sämtlich von den beiden Seitenrändern und zwar annähernd rechtwinklig zur Oberfläche abstehen, und die dicht neben der vorderen Spitze befindlichen sich schräg nach vorn und anßen richten, erhält der ganze Körper eine gewisse änßere Ähnlichkeit mit einem seitlich symmetrischen, mittels lateraler Extremitäten kriechenden Tiere, welche natürlich ganz oberflächliche Ähnlichkeit noch dadurch erhöht wird, daß gerade in der Nähe der Vorderspitze die Pseudopodien annähernd symmetrisch zu stehen pflegen."

Nun haben wir aber gesehen, daß bei unserer *Mastigina* stets die amöboide Bewegung eine rollende ist, daß ferner im allgemeinen, anßer dem Vorfließen am Vorderende überhaupt keine Psendopodien

gebildet werden und daß, wenn solche überhaupt auftreten, es unscheinbare und unbeständige warzenartige Höcker sind. Es wäre doch sehr merkwürdig, wenn während der langen Beobachtungszeit niemals die von Schulze als typisch geschilderte Bewegungsart aufgetreten wäre, wenn es sich wirklich um die gleiche Form handelt. Dazu kommen aber noch weitere Differenzpunkte. Schulze gibt als typisch ein zugespitzes Vorderende an, von dem die Geißel entspringt. Dies ist bei der ganzen Bewegungsart der *Mastigina* aber für sie völlig ausgeschlossen und Schneider's Zeichnung stimmt da auch genau mit meinen Beobachtungen überein. Ferner hat *M. aspera* einen typisch birnförmigen Kern, wie er ja vielen Mastigamöben zukommt. Davon kann bei *Mastigina* keine Rede sein, er ist, abgesehen von vorübergehenden Deformationen stets kugelig, wie es ebenfalls auch Schneider abbildet. Schließlich fand Schulze den Kern der *M. aspera* so gelagert, daß seine hintere Hälfte vom Entoplasma bedeckt und unsichtbar war. Auch seine auf diesen Punkt bezügliche Schilderung macht eine Identität mit *Mastigina* unmöglich, da ihr Kern beim Vorwärtsfließen des Tiers stets wundervoll sichtbar ist. Nach alledem kann es also keinem Zweifel unterliegen, daß die von Schneider zuerst beobachtete Form eine neue Art darstellt.

Es wäre nunmehr zu rechtfertigen, weshalb sie dem Frenzel'schen Genus *Mastigina* eingereiht wird. Dieses wurde für die beiden Arten *Mastigina chlamys* und *paramylon* aufgestellt mit der Begründung: „In das Genus *Mastigina* möchte ich einige derjenigen geißeltragenden Amöben einordnen, welche sich ihrer Gestaltung nach teils mehr an das Genus *Saccamoeba*, teils mehr an *Amoeba* (im engeren Sinne) anschließen und deren Geißel auf dem Kern sitzt, sowie wir es auch noch bei dem Genus *Mastigamoeba* antreffen, das jedoch besser für sich bestehen bleibt.“ Unsere Form zeigt nun in Bewegung und dergleichen so viele Ähnlichkeiten mit der zweifellos sehr gut beschriebenen Frenzel'schen Form *M. chlamys*, daß ich diesen Gattungsnamen akzeptieren möchte. Die Charakteristika der Gattung wären einmal die konstante und wichtige Beziehung der Geißel zum Kern und dann als Unterschied gegen *Mastigamoeba* der Mangel fingerförmiger Pseudopodien, *pelomyxa*-artiger Habitus. Eine Zusammengehörigkeit der *M. chlamys* und *setosa* dürfte ebenfalls auszuschließen sein. Wenn ich auch glauben möchte, daß Frenzel's Angabe einer gestrichelten Hautschicht sich auf sehr dicht gestellte stäbchenartige Borsten bezieht, so ist der Unterschied der beiden Bildungen doch ein so großer, daß von einer Identität keine Rede sein kann.

Schneider möchte im Anschluß an Bütschli auch das *Dactylosphaerium vitreum* zu *M. aspera* ziehen. Meiner Ansicht nach ist dies völlig ausgeschlossen. Soweit ich es beurteilen kann, ist das Vorhandensein oder Fehlen der Geißel kein unwesentliches Merkmal. Wenn Schneider dafür anführt, daß er ein Exemplar mit einem Geißelstummel beobachtet habe, so lag ihm ein Tier vor, wie ich es auch beobachtete, dessen Geißel beim Herausfangen abgerissen war. Ich konnte ja dann die Regeneration einer solchen Geißel feststellen. Natürlich kann man die Möglichkeit, daß die Geißel übersehen wurde, nicht ausschließen, wenn sie auch recht wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, gänzlich ausgeschlossen ist aber, daß die periphere Lage des Kerns übersehen wurde. Pénard (1902) vereinigt das *Dactylosphaerium* wohl mit Recht mit Schulze's *Amoeba polypodia* zu *Amoeba vitraea*. Daß ihm auch hier der Mastigamöbencharakter entgangen sei, ist völlig ausgeschlossen. Überdies ist mir selbst diese Form wohl bekannt, und nach dem ganzen Habitus bezweifle ich nicht, daß Pénard's Homologisierung berechtigt ist. Was endlich die Homologisierung mit Leidy's *Dinamoeba mirabilis* betrifft, die Schneider ebenfalls durchführen möchte, so ist sie auch ausgeschlossen, da Blochmann (1894) wie Pénard (1902) die Form wiedergesehen haben und übereinstimmend mit Leidy (1879) schildern. (Blochmann fand, daß zwei Kerne vorhanden waren.) Mastigamöbencharakter wäre diesen beiden Forschern sicher nicht entgangen.

Was *Mastigella vitrea* anbetrifft, so ist sie von den bisher betrachteten Mastigamöbenarten grundsätzlich verschieden durch den Mangel an Beziehungen zwischen Geißel und Kern. Die einzige der bisher bekannten Mastigamöben, mit denen sie sich einigermaßen vergleichen ließe, ist Frenzel's *Mastigella polymastix*, weshalb ich auch diesen Gattungsnamen beibehielt. Sie besitzt auch einen großen von der Geißel unabhängigen Kern, ein durchsichtiges Protoplasma und fingerförmige Pseudopodien. Der Hauptunterschied ist die schwankende Zahl der Geißeln, die 1—4 betragen kann. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß *Mastigella vitrea* schon früher als Amöbe beschrieben wurde, da ihre Geißel viel leichter zu übersehen ist, doch ist mir keine Form bekannt, auf die ich sie beziehen könnte.

Es ist vielleicht angebracht, in diesem Zusammenhang die bisher bekannten Mastigamöbenarten ein wenig zu sichten. Sieht man die Literatur darüber durch, so ergibt sich gleich, daß es wohl recht verschiedenartige Formen sind, die wegen des Besitzes von Geißeln bei sonstigem Rhizopodencharakter als Rhizomastiginen zusammengefaßt werden. Da ist zunächst eine Gruppe, mit der wir

vor der Hand noch wenig anfangen können. Es sind Formen, bei denen der Flagellatentypus überwiegt, wenn auch rein amöboide oder heliozoenartige Zustände beschrieben werden. Dahin gehören die *Cercomonas*, *Rhizomonas*, *Reptomonas* und *Cercobodo*-Arten. Vielleicht müssen sogar alle echten Monaden hierher gezählt werden. Eine Klassifizierung dieser Formen ist bis jetzt zwecklos; sie erforderte die Kenntnis ihres ganzen Entwicklungsganges, der sie möglicherweise als Jugendstadien anderer Formen erwiese, wie es die Monasform meiner *Mastigella vitrea* beweist. Wir lassen sie also am besten hier ganz aus dem Spiel und stellen sie zu der Gruppe der Monadinen, im Bewußtsein, daß diese noch unverstanden sind. Eine zweite Gruppe stellen die heliozoenartigen Rhizomastiginen dar, wie die verschiedenen *Dimorpha*-Arten. Wenn diese auch gut charakterisiert sind, so können wir aus gänzlicher Unkenntnis ihrer Lebensgeschichte, doch nichts darüber aussagen, ob sie mit den eigentlichen Mastigamöben verwandt sind. Wir lassen sie deshalb ebenfalls hier beiseite und beschränken uns auf die Betrachtung der Mastigamöben im engeren Sinne, von denen auch nur die Formen zu berücksichtigen sind, die nach ihrer Beschreibung wieder zu erkennen sind.

Ich möchte vorschlagen, da vor der Hand 3 Gattungen zu unterscheiden, *Mastigamoeba*, *Mastigina* und *Mastigella*. Die ersten beiden umfassen alle die Formen, deren Geißel im Kern wurzelt, die letztere solche, bei denen eine solche Beziehung nicht besteht.

1. Genus. *Mastigamoeba* [F. E. Schulze].

Rhizopodenartiger Organismus, ausgezeichnet durch den Besitz einer aus dem Kern entspringenden Geißel. Die Körperoberfläche hat die Fähigkeit Pseudopodien zu bilden.

a) *M. aspera* [F. E. Schulze].

Vorderende beim Kriechen zugespitzt, Pseudopodien fingerförmig von etwa Körperdurchmesser, Körperoberfläche mit Klebkörnern ausgerüstet von der Gestalt eines *Bacterium termo*. Größe etwa 100 μ.

b) *M. lobata* [Bütschli] (*M. bütschlii* [Klebs]).

Körperform polymorph mit breit aufgesetzten und fein zugespitzten Pseudopodien. Geißel 10 mal so lang als der Körper. Größe etwa 20 μ.

c) *M. ramulosa* [S. Kent].

Körper rundlich, stets auch beim Schwimmen mit kurzen verästelten Pseudopodien versehen. Geißel 2—3 mal so lang als der Körper. Größe 60 μ.

d) *M. schulzei* [Frenzel].

Habitus wie bei *M. aspera*; bildet aber sehr lange spitze und oft vielfach verästelte Pseudopodien. Die Körperoberfläche ist dicht mit borstenartigen Stäbchen bedeckt, die aber länger sind als die Klebkörner der *M. aspera*. Größe bis 120 μ.

2. Genus ***Mastigina*** [Frenzel].

Rhizopodenartige Organismen mit aus dem Kern entspringender Geißel; Bewegung rollend, Körper walzenförmig ohne fingerförmige oder ähnliche Pseudopodien. Eine dicke Pellicula vorhanden.

a) *M. chlamys* [Frenzel].

Habitus wie bei allen Arten der Gattung; ausgezeichnet durch einen Besatz mit radiären Stäbchen, die so gleichmäßig angeordnet sind, daß sie eine radiärgestreifte Hautschicht vortäuschen. Größe bis zu 75 μ.

b) *M. paramylon* [Frenzel].

Der gleiche Habitus, keinerlei Differenzierung der Körperoberfläche, Hinterende bildet beim Kriechen einen Maulbeeranhang. Größe 50 μ.

c) *M. hylae* [Frenzel] (*Tricholimax hylae* [Frenzel]).

Habitus wie vorige; Geißel kaum größer als der Kerndurchmesser; schwimmt vorwärts und rückwärts, ausgesprochene Fontänenströmung des Plasma. Lebt im Enddarm der Kaulquappen von *Hyla pulchella*. Größe 80 μ.

d) *M. limax* [Moroff] (*Mastigamoeba limax* [Moroff]).

Habitus der *Amoeba limax* mit zugespitztem Vorder- und stumpfem Hinterende. Geißel 3 mal so lang als der Körper. Größe 20—25 μ.

e) *M. setosa* [mihi] (*Mastigamoeba aspera* [Schneider]).

Habitus der Gattung, Körperoberfläche mit langen Borsten bedeckt, dichte Pellicula. Größe bis 140 μ.

3. Genus *Mastigella* [Frenzel].

Rhizopodenartige Organismen mit einer oder mehreren Geißeln, die vom Kern völlig unabhängig sind.

a) *M. polymastix* [Frenzel].

Pseudopodien fingerförmig oder zottenförmig nach allen Seiten ausgestreckt, niemals zahlreich, erreichen den Durchmesser des Körpers höchstens halb. Zahl der Geißeln zwischen 1 und 4 schwankend. Sehr großer Kern. Größe bis 80 μ.

b) *M. unica* [Frenzel] (*Limulina unica* [Frenzel]).

Wenige fingerförmige Pseudopodien, die auf bruchsackartigen Ausstülpungen des Körpers sitzen. Geißel sitzt stets am zöttchentragenden Hinterende. Größe 75 μ.

c) *M. Januarii* [Frenzel] (*Micromastix januarii* [Frenzel]).

Wenige fingerförmige radiäre Pseudopodien. Geißel kürzer als der Körperdurchmesser. Größe 40 μ.

d) *M. commutans* [Meyer] (*Mastigamoeba commutans* [Meyer]).

Zugespitztes Vorderende, das die Geißel von 5facher Körperlänge trägt, konstant, Hinterende amöboid beweglich. Contractile Vacuole wandert zwischen jeder Systole unter Formveränderungen im Körper herum. Größe 20 μ.

e) *M. radicula* [Moroff] (*Mastigamoeba radicula* [Moroff]).

Habitus ähnlich wie vorige. Bildet an der ganzen Körperoberfläche lappige Pseudopodien. Geißel ungefähr von Körperlänge. Größe bis 55 μ.

f) *M. polyvacuolata* [Moroff] (*Mastigamoeba polyvacuolata* [Moroff]).

Habitus wie vorige. Geißel $1^1/_2$ mal so lang als der Körper, zahlreiche im Körper verteilte pulsierende Vacuolen. Größe bis 35 μ.

g) *M. eilhardi* [Bürger] (*Mastigamoeba eilhardi* [Bürger]).

Ein großes kegelförmiges Pseudopod, in dessen Mitte die Geißel entspringt, und kleine kammförmige Pseudopodien am Hinterende. Geißel etwas über Körperlänge. Größe bis 80 μ.

h) *M. vitrea* [mihi].

Körper völlig durchsichtig. Pseudopodien fingerförmig aber kurz. Geißel in ausgestrecktem Zustand von über Körperlänge, in zurückgezogenem borstenartig. Stäbchenförmige Klebkörner vorhanden. Größe bis 150 μ.

Die vorstehenden Formen dürften nach den bisherigen Beschreibungen alle zu identifizieren sein. Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß bei genauerer Kenntnis manche von den kleineren Formen in Wegfall kommen wird. Denn wir haben ja eben gesehen, daß die Jugendstadien großer Mastigamöben ganz beträchtlich von den erwachsenen Tieren verschieden sein können. Aus diesem Grund wurden auch Formen, die kleiner als 20 μ sind, hier gar nicht aufgeführt, zumal sie von Myxomycetenschwärmern ohnehin nicht zu unterscheiden sind. Solche Formen sind *M. simplex* [Kent], *M. invertens* [Klebs] und auch die *bodo*-artigen *Dimastigamoeba simplex* und *agilis* [Moroff]. Auch Prowazek's (1900) *Mastigamoeba viridis* möchte ich hier beiseite lassen. Aber auch die oben den 3 Gattungen eingereihten Formen dürften nicht ganz gleichwertig sein; vielmehr scheinen die ganz großen Arten viel schärfer definiert und es ist nicht ausgeschlossen, daß sie später einmal allein bestehen bleiben. Jedenfalls verdienen auch vom systematischen Standpunkt die Rhizomastiginen neue Beachtung.

Welche Stellung soll nun unseren Formen, wenn wir die Gruppe der Rhizomastiginen zunächst auf die 3 obigen Genera beschränken, im System zugewiesen werden? Seit Bütschli's Vorgang stellt man die Rhizomastiginen allgemein an die Basis der Flagellaten und betrachtet sie als eine Gruppe, die den Übergang von den Amöbinen zu den Monadinen vermittelt. Zweifellos mußte der Besitz einer Geißel als ein Merkmal von entscheidender Bedeutung angesehen werden. Ob dies heute noch der Fall ist, erscheint mir jedoch zweifelhaft. Es scheint mir vielmehr, daß die Fortpflanzungserscheinungen, da, wo sie bekannt sind, in zweifelhaften Fällen entscheiden müssen. Die Forschungen der letzten Zeit haben gezeigt, daß hierin nun eine außerordentliche Gleichmäßigkeit bei einzelnen Protozoengruppen vorzuliegen scheint. So scheint vor allem die Gruppe der Rhizopoden mit Ausschluß der Heliozoen in typischer Weise einen geschlechtlichen Fortpflanzungsprozeß zu besitzen, bei dem zahlreiche Gameten entstehen, deren Kerne einmal das Chromidien- oder richtiger Sporetienstadium durchmachen. Dies ist jetzt für nackte wie beschalte Formen aus allen

Gruppen nachgewiesen, so daß es wohl als Gesetzmäßigkeit gelten kann. Von Flagellaten ist uns dagegen bisher kein derartiger Prozeß bekannt. Nun verhalten sich nnsere beiden Rhizomastiginen in ihrer Fortpflanzung genau wie eine Foraminifere oder Testacee nnd so glanbe ich, müssen wir die Familie den Rhizopoden einordnen als eine Familie der Amöbinen. Dazn ist allerdings zu bemerken, daß Bütschli die Rhizomastiginen für die niedersten Protozoen ansieht, von denen Rhizopoden wie Flagellaten abznleiten seien. Wenn man sich anf diesen wohlbegründeten Standpnnkt stellen will, so kann man annehmen, daß die Rhizomastiginen in ihren 3 differenten Untergruppen (echte Mastigamöben, *Dimorpha*-Arten, *Cercomonas*-Arten) die Ausgangspunkte für Amöbinen, Heliozoen und Flagellaten darstellen. Die echten Mastigamöben wären dann aber jedenfalls den Amöben bereits viel näher stehend als einer der beiden anderen Rhizomastiginengruppen. Ganz andere Ansichten hat Klebs entwickelt doch möchte ich nicht tiefer in phylogenetische Spekulationen hineingeraten. Nur eine Einschränkung muß ich zum Schluß dieses Abschnitts noch machen. Die große Ähnlichkeit der Myxomycetenschwärmer mit Mastigamöben ist schon lange bekannt nnd die Möglichkeit eines Zusammenhangs beider Gruppen erwogen worden. So hält es Plenge für möglich, daß die Mastigamöben eine Art von Schwärmerzellen von Myxomyceten darstellen. Dies ist nun nach obiger Schilderung ihrer Entwicklnngsgeschichte unmöglich. Und doch möchte ich, obwohl scheinbar der Mastigamöbenentwicklungscyklns geschlossen ist, nicht definitiv jede Beziehung zwischen beiden Gruppen ablehnen. Ja, ich habe sogar positive Anhaltepunkte in dieser Richtung, muß mich aber, ehe es Beweise geworden sind, mit dieser Andentung begnügen.

Znm Schlnsse gebe ich noch eine Bestimmungstabelle der obigen Arten der Rhizomastiginen:

- Geißel entspringt aus dem Kern
  - Fingerförmige oder ähnliche Pseudopodien . . . . ***Mastigamoeba***
    - Geißel 10mal so lang wie der Körper . . . . *M. lobata.*
    - Geißel höchstens 3mal so lang wie der Körper
      - Pseudopodien fingerförmig . . . . . . *M. aspera.*
      - Pseudopodien kurz und verästelt . . *M. ramulosa.*
      - Pseudopodien lang, spitz und verästelt *M. schulzei.*
  - Bewegung *Pelomyxa*- oder *Amoeba limax*-artig . . . . . . ***Mastigina***
    - Hautschicht mit Borsten oder Stäbchen
      - Lange Borsten . . . . *M. setosa.*
      - Radiäre Stäbchen (gestrichelte Hautschicht) . . . . *M. chlamys.*
    - Hautschicht undifferenziert
      - Geißel eine sehr kurze Borste . . . . *M. hylae.*
      - Geißel von Körperlänge . . . . *M. paramylon.*
      - Geißel von 3facher Körperlänge . . . *M. limax.*
- Geißel unabhängig vom Kern . . . . ***Mastigella***
  - Geißel kleiner als Körperdurchmesser . . . . *M. Januarii.*
  - Geißel ungefähr Körperlänge
    - Fingerförmige Pseudopodien . . . . *M. polymastix.*
    - Lappige Pseudopodien
      - 2 contractile Vacuolen . . *M. radicula.*
      - Viele contr. Vacuolen . . *M. polyvacuolata.*
    - Fingerförmige Pseudopodien auf bruchsackartigen Erhebungen . . . . . . *M. unica.*
    - Ein großes vorderes und viele kleine hintere Pseudopodien . . . . *M. eilhardi.*
  - Geißel von 5facher Körperlänge . . . . *M. commutans.*
  - Geißel bald in Borstenform, bald von Körperlänge, Klebkörner vorhanden . . . . *M. vitrea.*

Schluß.

Es läge nahe aus meinen Beobachtungen, die ich ohne theoretische Auseinandersetznngen oben gegeben habe, nun einige allgemeine Schlnßfolgerungen zu ziehen. Insbesondere bieten meine Beobachtungen neue wichtige Belege für das Problem des Kerndualismus. Sind doch in den beiden geschilderten Formen die beiden Typen des gemischten Kerns, der sich erst im Begriff der geschlechtlichen Fortpflanznng in seine somatischen und generativen Teile zerlegt und der danernden infusorienartigen Trennung der beiden Bestandteile nebeneinander vorhanden. Und gibt doch auch das Verhalten des Blepharoplastkernes der *Mastigina* neues Material, meine Anschauungen in bezug auf die Metazoenzelle zu stützen. Ich will aber hier von theoretischen Erörterungen absehen. Denn einmal hat sich mein Standpunkt, wie er in meinen früheren auf den Gegenstand bezüglichen Arbeiten (Goldschmidt 1904a, b, 1905, Goldschmidt u. Popoff 1907) präzisiert ist, in keinem wesentlichen Punkt geändert. Und sodann möchte ich noch einige Zeit warten, bis sich weiteres Tatsachenmaterial angesammelt hat, nm dann im Zusammenhang meine Vorstellungen für Protozoen- und Metazoenzellen zu entwickeln. Bis dahin möchte ich die Tatsachen für sich sprechen lassen.

Literaturverzeichnis.

Awerinzew, S. (1906): Die Süßwasserrhizopoden. Lfg. 1 u. 2. in: Trav. Soc. Natur. St. Petersburg V. 36. Russisch mit deutschem Resumé.

Blochmann, F. (1894): Kleinere Mitteilungen über Protozoen. Biol. Centralbl. V. 14.

— (1894): Zur Kenntnis von Dimorpha mntans. Biol. Centralbl. V. 14.

Bürger, O. (1906): Estndios sobre Protozoas Chilenos de lagua dulce. Anali de la Universidad de Chile.

Bütschli, O. (1878): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandten Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 30 1878.

— (1883—87): Mastigophora. in: Bronn's Klassen nnd Ordnungen.

— (1897): Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

— (1902): Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. in: Arch. f. Protistenk. V. 1.

Carter (1864): On freshwater rhizopoda of England and India. Ann. nat. hist. 1864.

Cienkowsky, L. (1862): Zur Entwicklnngsgeschichte der Myxomyceten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. V. 3.

— (1876): Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Arch. f. mikr. Anat. V. 12.

Claparède, E. et Lachmann, J. (1858): Etudes sur les infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. nat. Génévois V. 5–6.
Fischer, A. (1894): Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrb. f. wiss. Bot. V. 26.
Frenzel, J. (1892): Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoen. 1. u. 2. Abt. in: Bibl. Zoologica Heft 12.
Goldschmidt, R. (1904): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. V. 5.
— (1904a): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Anat. Abt., V. 21.
— (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Ibid.
— (1905): Amphioxides. in: Ergebn. deutsche Tiefseeexped. V. 12.
— (1907): Über die Lebensgeschichte der Mastigamöben. in: Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.
Goldschmidt, R. u. Popoff, M. (1907): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzellen. Arch. f. Protistenk. V. 8.
Gourret, P. u. Roser, P. (1888): Contributions à l'étude des Protozoaires de la Corse. Arch. Biol. V. 8.
Gruber, A. (1882): Dimorpha mutans. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 36.
— (1884): Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 41.
Gurwitsch, A. (1904): Morphologie und Biologie der Zelle. Jena (G. Fischer).
Hamburger, Cl. (1905): Zur Kenntnis der Dunaliella salina und einer Amöbe aus Salinenwasser von Cagliari. Arch. f. Protistenk. V. 6.
Heider, C. (1886): Zur Metamorphose der Oscarella lobularis O. Schm. Arb. Zool. Inst. Wien. V. 6.
Hertwig, R. (1879): Der Organismus der Radiolarien. Jen. Denkschr. V. 2.
— (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. Bayr. Akad. Wiss. V. 19.
— (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. V. 1.
Hofer, B. (1889): Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. V. 24.
Jensen, P. (1902): Die Protoplasmabewegung. Ergebn. Physiol. V. 1.
Kent, F. Saville: A manual of the infusoria. London 1880–81.
Klebs, G. (1892): Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 55.
Koltzoff, N. (1903): Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biol. Centralbl. V. 23.
— (1906): Studien über die Gestalt der Zelle. I. Arch. f. mikr. Anat. V. 67.
Lankester, Ray (1887): Chlamydomyxa montana n. sp. one of the Protozoa Gymnomyxa. in: Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. V. 39.
Leidy, J. (1879): Fresh-water Rhizopods of North Amerika. Rep. U. S. Geolog. Survey of the Territ. V. 12.
Leydig, F. (1885): Die Zelle und die Gewebe. Bonn.
Löffler, T. (1889): Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, im besonderen ihrer Wimperhaare und Geißeln. Centralbl. Bakter. Paras. V. 6.
Maas, O. (1890): Über die Entwicklung des Süßwasserschwamms. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 50.
Mesnil, F. (1905): Chromidies et questions connexes. Bull. Inst. Pasteur V. 3.
Meyer, H. (1897): Untersuchungen über einige Flagellaten. Revue Suisse de Zoologie V. 5.

Moroff, Th. (1904): Beitrag zur Kenntnis einiger Flagellaten. in: Arch. f. Protistenk. V. 3.
Penard, E. (1902): Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genf 1902.
— (1890): Über neue oder wenig bekannte Protozoen. Jahresb. nassauisch Ver. Naturw. V. 43.
Plenge, H. (1899): Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern usw. in: Verh. naturhist. Vereins Heidelberg N. F. V. 6.
Prandtl, H. (1907): Der Entwicklungskreis von Allogromia sp. Arch. f. Protistenk. V. 9.
Prowazek, S. (1900): Potamoplankton der Moldau. Verh. zool.-bot. Ges. Wien.
— (1903): Flagellatenstudien. in: Arch. f. Protistenk. V. 2.
— (1904): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte V. 21.
Pütter, A. (1904): Die Flimmerbewegung. in: Ergebn. d. Physiol. V. 2.
Rhumbler, L. (1898): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Arch. f. Entwicklungsmech. V. 7.
Schaudinn, F. (1894): Camptonema nutans n. gen. n. sp. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.
— (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata Gruber. in: Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin.
— (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte V. 19.
— (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. d. deutsch. Zool. Ges.
Schneider, K. C. (1905): Plasmastruktur und -Bewegung bei Protozoen und Pflanzenzellen. Arb. Zool. Inst. Wien V. 16.
Schuberg, A. (1905): Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. in: Arch. f. Protistenk. V. 6.
Schulze, M. (1863): Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. 1873.
Schulze, F. E. (1875): Rhizopodenstudien. V. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 11.
— (1900): Die Hexactinelliden. Fauna Arctica V. 1.
Stokes, A. (1886): Notices of new freshwater Infusoria. Proc. Am. Phil. Soc. Philadelphia V. 23.
— (1888): Notices of new Infusoria Flagellata. Quart. Journ. micr. Sc.
— (1889): Notices on new freshwater Infusoria. Proc. Am. Phil. Soc. Philadelphia.
Tatem (1869): On freeswimming Amoeba. Monthl. micr. Journ. V. 1.
Vahlkampf, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden. Inaug.-Diss. Marburg.
Verworn, M. (1890): Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. in: Arch. ges. Physiol. V. 48.
— (1892): Die Bewegung der lebenden Substanz. Jena.

Tafelerklärung.

Abkürzungen.

ae äußere Cystenhülle.
ach Achsenfaden.
ar Archoplasma.
bk Basalkorn.
cv contraktile Vacuole.
ec Ectoplasma.
en Entoplasma.
fl Flagellum.
g Gameten.
gk Gametenkerne.
ic innere Cystenhülle.
kl Klebkörner.
kr krystallartige Bacteroide.
n Kern.
nu Nucleolarsubstanz.
oe Öltropfen.
Sch Kernschornstein.
wu Geißelwurzel.

NB. Die Anordnung der Figuren auf den Tafeln entspricht nicht der natürlichen Reihenfolge, sondern ist durch die Rücksicht auf die Ausnutzung des Raumes bestimmt.

Tafel V.

Fig. 1. *Mastigina setosa* n. sp. Habitusbild nach dem Leben. Vergr. 815.

Fig. 2. *Mastigella vitrea* n. sp. Ruheform, Habitusbild nach dem Leben. Vergr. 815.

Fig. 3. Desgl. Wanderform, Habitusbild nach dem Leben. Vergr. 815.

Tafel VI.

Sämtliche Figuren der Tafel sind nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 4. *Mastigella vitrea.* Frischgebildete Microgametocyste in Sporetienbildung. Vergr. 1270, nachträgliche Verkleinerung auf $^2/_3$.

Fig. 5. Desgl. Microgametocyste mit fertigen Gameten angefüllt. Vergr. wie 4.

Fig. 6. Desgl. Macrogametocyste bald nach ihrer Bildung mit Prinzipalkern und Gameten. Vergr. wie vorige.

Fig. 7. Desgl. Macrogametocyste vor dem Freiwerden der Gameten. Prinzipalkern degeneriert, Körper von der Cystenmembran zurückgezogen. Vergr. wie vorige.

Fig. 8. Desgl. Ausschlüpfen der Macrogameten. Vergr. wie vorige.

Fig. 9. *Mastigina setosa.* Reife Macrogametocyste mit Gameten und Ölkugeln. Vergr. 815.

Fig. 10. *Mastigella vitrea.* Bildung der Microgametocyste. Die Hälfte A zeigt die Oberfläche mit den Klebkörnern, die Hälfte B das Verhalten von Ecto- und Entoplasma. Vergr. ca. 600.

Fig. 11. Desgl. Ein weiteres Stadium von der Oberfläche. Vergr. ca. 600.

Fig. 12. Desgl. a Microgameten, b Macrogameten, c, d Copulationsstadien. Vergr. 1270.

Fig. 13. Desgl. Die Zygote nach ungefähr einem Tage. Vergr. 1270.

Fig. 14. Desgl. Die Zygote nach 2 Tagen. Vergr. 1270.

Fig. 15. Desgl. Teilung im Flagellatenstadium. Vergr. 1270.

Fig. 16. Desgl. Flagellat nach der Teilung. Vergr. 1270.

Fig. 17. Desgl. Beginn der amöboiden Bewegung. Vergr. 1270.

Fig. 18. Desgl. Verzehren eines großen Bacteriums. Vergr. 1270.

Fig. 19—21. Desgl. Übergang zur amöboiden Form. Vergr. 1270

Fig. 22—25. Desgl. Weitere Jugendstadien. Vergr. 1270.

Fig. 26. *Mastigina setosa*. Hinterende eines Macrogametocyten mit Gameten. Vergr. 815.

Fig. 27—30. Desgl. Metagametische Entwicklung. Vergr. 1270.

Tafel VII.

Fig. 31. *Mastigella vitrea*. Vorderende eines wandernden Tieres. Plasmastruktur und Pseudopodienbildung. Vergr. 1270.

Fig. 32. Desgl. Vorderende mit Geißelwurzel. Vergr. 1270.

Fig. 33. Desgl. Ende der Geißel im schlaffen Zustande. Nach dem Leben.

Fig. 34. Desgl. Beginn der vegetativen Teilung. Vergr. 815.

Fig. 35. Desgl. Äquatorialplatte der Teilungsspindel. Vergr. 815. In A ein Teil stärker vergrößert, in B dieselbe Spindel um 90° gedreht.

Fig. 36. Desgl. Anaphase der Spindel. Vergr. 815.

Fig. 37. Desgl. Kurz nach der Teilung des Kernes. Vergr. 815.

Fig. 38. Desgl. Ein zweikerniges Individuum auf dem Marsch. Vergr. 815.

Fig. 39. Desgl. Ein kernloses Tier auf dem Marsch. Vergr. 815.

Fig. 40. *Mastigina setosa*. Frühes Stadium der Kernteilung. Vergr. 815.

Fig. 41. Desgl. Auseinanderrücken der frischgeteilten Kerne. Vergr. 815.

Fig. 42. Desgl. Weiteres Stadium derselben Kerne mit schönen Geißelwurzelfäden. Vergr. 815.

Fig. 43. Desgl. Tier in Teilung, das bereits Gametenkerne enthält. Vergr. 815.

Fig. 44. Desgl. Kurz vor Auseinanderkriechen der beiden Tochtertiere. Vergr. 590.

Fig. 45. *Mastigella vitrea*. a, b, c verschiedene vegetative Kernzustände. Vergr. 815.

Fig. 46. *Mastigina setosa*. Kern mit Geißelursprung, in b Deformation desselben durch den Plasmastrom. Nach dem Leben. Vergr. 815.

Fig. 47. Desgl. Detail des Geißelursprungs, a im Leben, b im Präparat. Vergr. 815.

Tafel VIII.

Fig. 48—65. *Mastigella vitrea*. Entwicklung des Macrogametocyten.

Fig. 48. Bildung der Nucleolarsubstanz. Vergr. 815. Nur die Partie um den Kern dargestellt.

Fig. 49. Desgl.

Fig. 50—53. Der erste Typus des Verhaltens der Sporetien. Vergr. 815.

Fig. 54. Ganzes Tier. Beginn der Gametenbildung aus dem Sporetienhaufen. Vergr. 815. A. Der Sporetienhaufen stärker vergrößert.

Fig. 55. Vorbereitung des Kernes zur Sporetienbildung. Vergr. 1130.

Fig. 56. Der Moment der Sporetienbildung. Vergr. 1130.

Fig. 57—59. Bildung der Gametenkerne nach dem 2. Typus. Vergr. 815.

Fig. 60. Diffuse Gametenbildung. Vergr. 815. Bei A Detail stärker vergrößert.

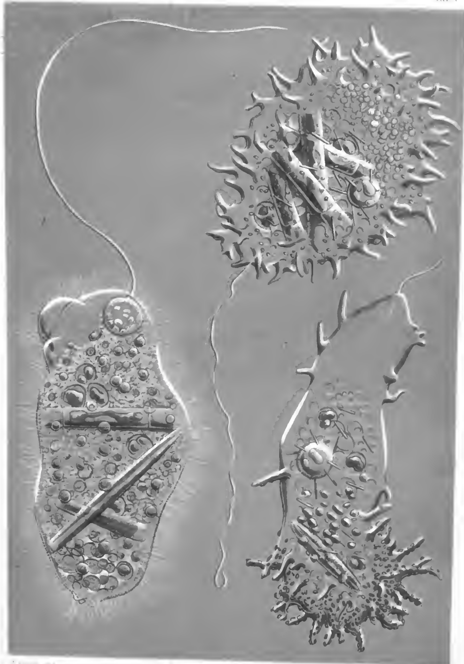
Fig. 61. Macrogametocyt mit Gameten gefüllt, in denen die Reduktion vor sich geht. Vergr. 815.

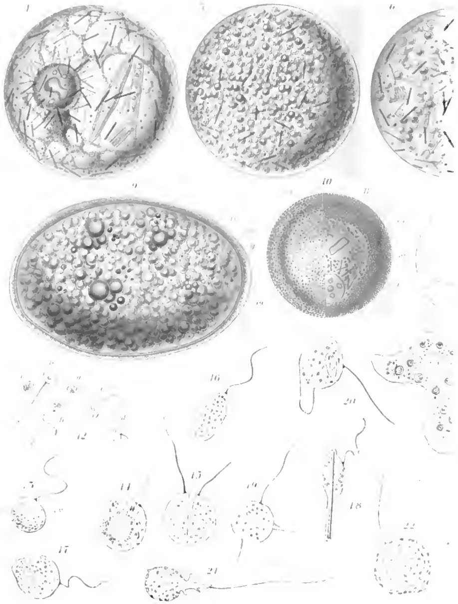
Fig. 62. Gametenbildung nach dem 3. Typus. Vergr. 600. In A, a, b, c, d der Vorgang stark vergrößert.

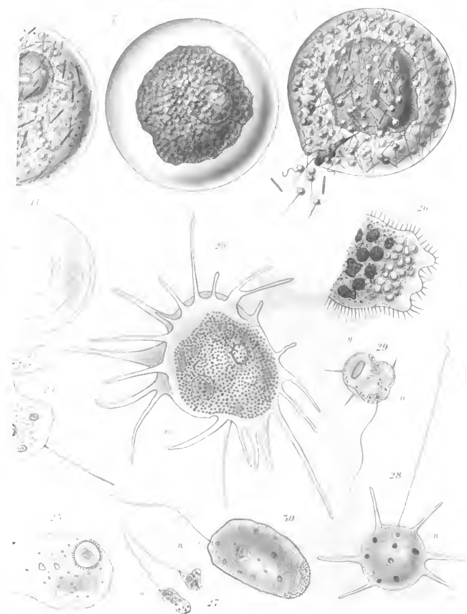
Fig. 63. a, b, c, d Stadien der Reduktionsteilung.
Fig. 64. Macrogametocyt mit reifen Gameten. Vergr. 1130.
Fig. 65. Macrogametocyt im Begriff der Encystierung.

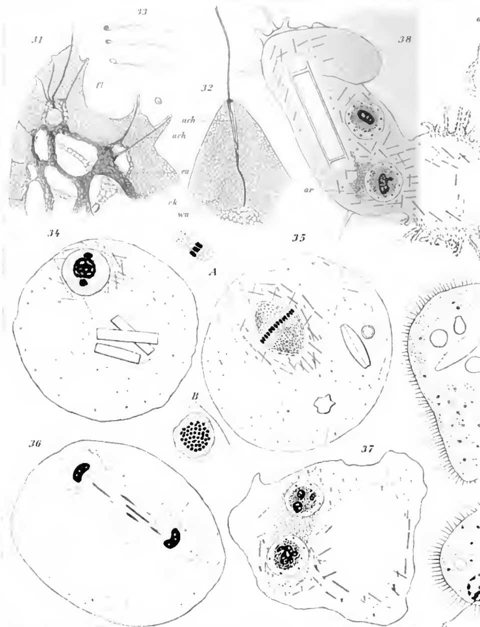
Tafel IX.

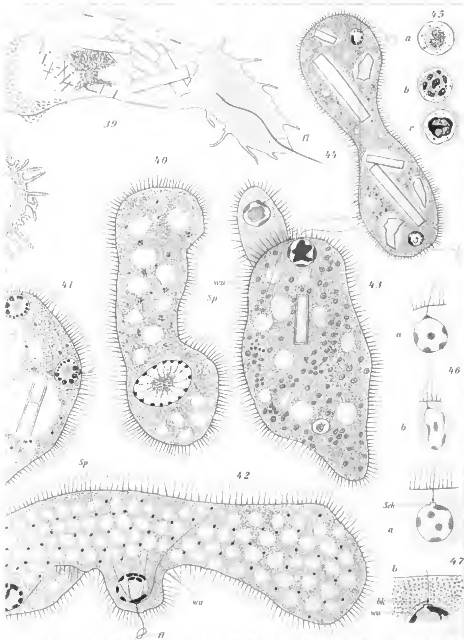
Fig. 66—75. *Mastigella vitrea.* Entwicklung der Microgametocyten. Vergr. 815.
Fig. 66. Bildung und Verteilung der Nucleolarsubstanz.
Fig. 67. Bildung der Sporetien.
Fig. 68—71. Deren Verteilung in der Cyste.
Fig. 72. Periphere Gruppenbildung der Sporetien.
Fig. 73. Cyste mit fertigen Gameten und degenerierendem Primärkern.
Fig. 74. Desgl. später nach der Reduktionsteilung.
Fig. 75. Leere Cystenhaut mit zurückgebliebenen Microgameten. Vergr. 1130.
Fig. 76. *Mastigina setosa.* Fressendes Tier mit diffusen Sporetien. Vergr. 815.
Fig. 77. Desgl. Macrogametocyt mit in Bildung begriffenen Gametenkernen. Vergr. 815.
Fig. 78. Desgl. Microgametocyste in Bildung mit Gametenkernen und degenerierendem Primärkern. Vergr. 815.
Fig. 79. Desgl. Microgametocyste, weiteres Stadium. Vergr. 815.
Fig. 80. *Mastigella vitrea.* Flagellatenstadium. Vergr. 1270.
Fig. 81. Desgl. Junges Amöboidstadium. Vergr. 1270.
Fig. 82. *Mastigina setosa.* Ganz junges Tier. Bildung der Sporetien. In B ganzes Tier. Vergr. 1270. In A der Kern stärker vergrößert.
Fig. 83. Desgl. Junges Tier vor der Sporetienbildung. Vergr. 1270.
Fig. 84. Desgl. Älteres mit stachelförmigen Pseudopodien. Vergr. 1270.
Fig. 85. Desgl. Mit fingerförmigen Pseudopodien und compaktem Sporetienhaufen. Vergr. 1270.
Fig. 86. Desgl. Jüngeres Tier mit Sporetienhaufen. Vergr. 1270.
Fig. 87. Desgl. Junges Tier in *Mastigina*-Form. Vergr. 1270.
Fig. 88. Desgl. Junges Tier mit Borsten versehen. Vergr. 1270.
Fig. 89. Desgl. Bildung der Gametenkerne aus diffusen Sporetien. Vergr. 1270.

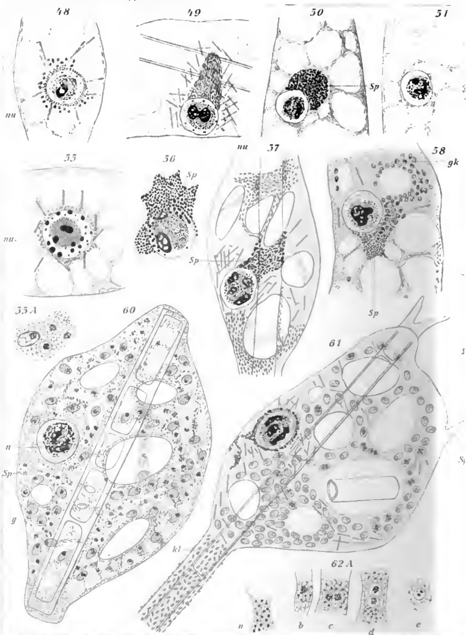




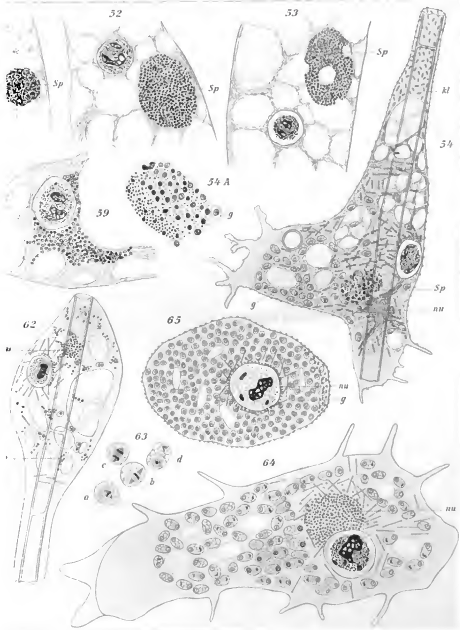

26
29
28
30


31
33
32
38
34
35
A
B
36
37
fl
ach
ach
eu
ek
wu
ar

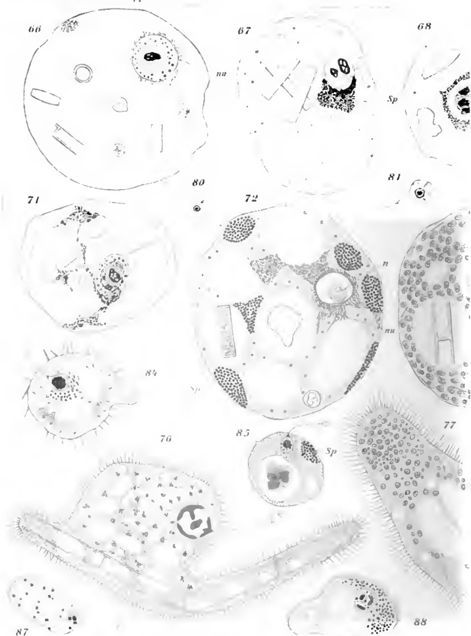

39
40
41
42
43
44
45
46
47
a
b
c
fl
wu
Sp
Sch
bk

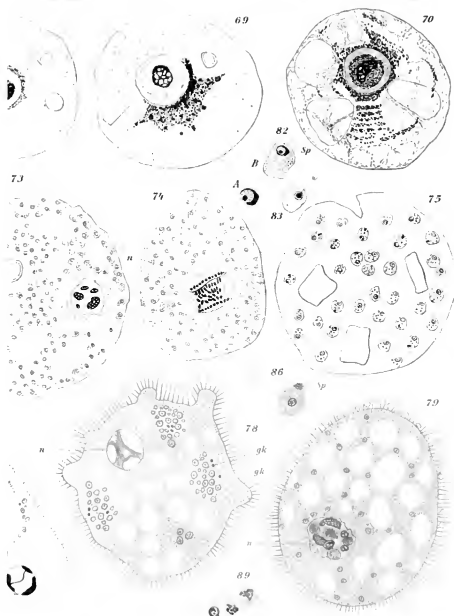


Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Fischer in Jena
Lith Anst v A Giltsch, Jena


66
67
68
nu
Sp
80
81
71
72
n
nu
84
Sp
85
Sp
76
77
87
88


69
70
82
Sp
B
A
83
73
74
75
n
86
Sp
78
79
gk
gk
n
n
89

Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice.

By
C. M. Wenyon, M.B., B.S., B.Sc.,
Protozoologist, London School of Tropical Medicine.

(With plates X—XII and 1 text figures.)

These observations were commenced on mice which I was using for experimental purposes at the Pasteur Institute, Paris, at the beginning of last year. The study of these Protozoa was continued in the laboratories of Prof. Richard Hertwig in the Zoological Institute of Munich. I should like to take this opportunity of acknowledging my great indebtedness to Prof. Hertwig for the help and advice he has so willingly given me.

In studying the Protozoa living in the intestine, one is struck by the varying degree to which they have become adapted to their host. All steps in the process of adaptation are found from forms which only live occasionally in the intestine to forms, like the coccidia, which are very specially adapted to a particular form of existence.

There are forms like the amoebae described below, which live and multiply outside the body. Their cysts pass through the intestine of mice and occasionally the amoebae escape and multiply in the rectum. This may be taken as the first step towards parasitism. In the case of the flagellate *Hexamitus*, it is found frequently in all parts of the intestine, but it can also live and multiply outside the body in decomposing material. *Trichomonas* exhibits a higher grade of adaptation. Its favourite habitat is the

caecum, where it lives and reproduces. Large numbers of *Trichomonas* escape from the body and these may retain their vitality for many days in a contracted condition, though it is doubtful if they can live and multiply like the *Hexamitus*. In this contracted condition *Trichomonas* may be taken in by other animals and become active again in the mouth and find its way to the caecum. The *Amoeba muris* and *Lamblia* have lost the power of existing outside the body of their host except in the encysted condition, and this leads up to highly specialised parasites like the coccidia, which live in the epithelial cells of the intestine.

In a series like this it is difficult to say where true parasitism begins. The flagellates and amoebae have, apparently, not the least ill effect upon their host and they live more as commensals than parasites. This applies more especially to the forms living in the large intestine, since their existence is probably dependent on the bacterial flora of this part of the alimentary canal. Forms living in the small intestine, as *Lamblia*, nourish themselves exclusively by absorbing the fluid constituents of the food, while those that live in the caecum, *Amoeba muris*, *Trichomonas*, *Hexamitus*, take in solid food also.

Under their respective headings below, will be found the observations upon these Protozoa. The *Amoeba* which is described as occurring sometimes in the rectum is left unnamed, as it may be already described in other associations. The same remark would apply to the form of *Hexamitus* inhabiting the caecum.

Amoeba muris GRASSI.

This Amoeba was first described by GRASSI as occurring in small numbers in the intestine of mice and rats. According to my observations it is present in about half the mice examined, and, though, as a rule, present in small numbers, this is not always the case. Rarely is there a very large infection. In two mice the amoebae were present to such an extent that 100 or more could be found in each cover-glass preparation of the contents of the caecum.

These amoebae live in greatest numbers in the caecum. They occur to a less extent in the upper parts of the large intestine, and are never found above the caecum. In the ordinary course of events the free amoebae do not escape from the body of the mice, but, in diarrhoea, free forms may be found in the faeces. In normal faeces only encysted forms occur.

In the caecum the amoebae live free amongst the caecal contents and also upon tbe epithelial surface. They may even enter the glands and make their way to the remotest extensions of tbese. There is never any indication of their being able to penetrate tbe epithelium. The amoebae live in the company of *Trichomonas*, *Hexamitus*, numerous bacteria, yeast cells and spirochaetes.

Description of living amoebae.

When examined in the living condition this amoeba bears a very striking resemblance to *Entamoeba coli* (Amoeba coli), wbich lives in the human intestine. This resemblance was noted by Grassi, who fonnd, however, tbe amoeba of the monse to be much smaller. He gave 13,2 μ as the diameter of the largest forms. This is too low an estimate, as I have seen forms measuring from 30—40 μ.

There is a narrow ectoplasmic layer, clear and qnite transparent and only distinctly visible in the formation of the pseudopodia. The ectoplasmic layer surrounds a more liquid and granular endoplasm, in which are situated the nucleus and food vacuoles. Within the vacuoles may be included anything that is present in tbe caecum — bacteria, bacilli and cocci, *Trichomonas*, *Lamblia*, *Hexamitus* and their cysts and yeast cells. Sometimes, in cases of coccidiosis where epithelial cells are cast off, these epithelial cells are taken in by the amoebae. A very striking picture is obtained where a large amoeba possesses a single vacuole containing actively swimming *Trichomonas*. The vacnole may be so large as to reduce the amoeba to a mere sac on one side of whicb is the nucleus. At first sight, these forms strike tbe observer as being cysts fnll of active flagellates (Pl. XII fig. 1). What is the fate of sucb an amoeba has not been determined. Similar large vacuoles are occasionally seen containing a large coccus (Pl. XII fig. 2). The presence of so many cocci of one kind in a single vacuole, and all apparently in a healthy condition without any sign of being digested, seems to suggest that the cocci have multiplied after having been taken in by the amoeba. The coccus in such a case would be a form of parasite and would lead ultimately to the death of the amoeba.

In tbe living animal the nncleus is distinctly visible. It lies in the endoplasm as a clear vesicle, over the surface of which are distributed bright refractile granules. In the interior of this nucleus very freqnently can be distinguished a definite nucleolus.

The movements of *Amoeba muris* were stated by Grassi to be slow. This is, however, only correct when they are examined in the

cold. On the warm stage the amoebae are active and in their rate of movement and mode of forming pseudopodia resemble very strikingly *Entamoeba coli.* As a rule, only one pseudopodium is formed at one time. This consists at first only of ectoplasm (Pl. X fig. 3) into which the endoplasm suddenly streams, carrying the nucleus with it.

Cultivation.

All attempts at cultivating this amoeba outside the body have been met by failure. Both in aerobic and anaerobic culture the medium[1]) recommended by Musgrave and Clegg for the culture of *Entamoeba coli,* has given negative results. By smearing faeces on the surface of their agar in Petri dishes cultures of amoebae can occasionally be obtained, but these amoebae are never *Amoeba muris,* but a distinct amoeba which is described under another head below. I have also been able to cultivate amoebae from the intestine of a guinea pig and also from a human intestine in which *Entamoeba coli* was present. In this latter case, the amoebae resembled those I have cultivated from the faeces of mice and were not *Entamoeba coli.* Schaudinn has described the life cycle of *Chlamydophrys stercorea,* which lives outside the body but there forms cysts which have to pass through an intestine, human or animal, before the enclosed amoebae escape. It is probable that there are other forms of amoebae which pass through the intestine in the encysted condition and faeces containing such cysts would give a culture of amoebae, if brought upon a suitable medium. If contents of the caecum of the mouse in which *Amoeba muris* is present be sealed up from contact with air without admixture with any other liquid, it will be found that the amoebae live only a few hours, even when kept at the temperature of the body. In the light of these facts it must be very doubtful if it would be possible to cultivate an organism like *Amoeba muris.* The same remark would apply to *Entamoeba coli,* as in the experiments of Musgrave and Clegg no steps were taken to exclude the presence of other amoebic cysts. Further, the figures and descriptions of amoebae and cysts given by these workers suggest the amoebae I have cultivated and in no way the *Entamoeba coli.*

[1]) The medium is made as follows: — 20 grams Agar, 0,3—0,5 grams Sodium Chloride and 0,3—0,5 grams Extract of Beef (Liebig) are dissolved by heating in 1 litre of water. This solution is then titrated and made 1—5 per cent alkaline to phenolphthalein. The final reaction after autoclaving, distribution in tubes and sterilising will be about 1 per cent alkaline to phenolphthalein.

Description of fixed and stained amoebae.

For fixing, sublimate alcohol (sat. aq. subl. 2 alcoh. 1) as recommended by SCHAUDINN was mostly used. Chromosmium fixative also gave good results. The preparations were stained in Iron Hematoxylin of HEIDENHAIN, DELAFIELD's Hematoxylin and Borax carmine.

In amoebae prepared in this way the same two layers of the body can be made out (Pl. X fig. 1—4). The ectoplasm is difficult to distingnish except in pseudopodial formation. The endoplasm is granular and may contain vacuoles or not and, in forms with a pseudopodium, is in marked contrast to the clear aud transparent ectoplasm. The nuclens is spherical. It has a definite and fairly thick nuclear membrane. Within the nuclear membrane may be distinguished an achromatic network or alveolar structure. Over the surface of the nuclear membrane the greater part of the somewhat scanty chromatin is scattered in granules of varying size. Some finer grannles are distributed over the network within the membrane and at one point of the network is the nucleolus in which, also chromatin is situated. There may be two nncleoli in the nucleus and this condition may be the first stage in nnclear division. Very frequently the chromatin is condensed into clumps at one or two points of the nnclear membrane (Pl. X fig. 37 b). In specimens stained with Borax Carmine and differentiated in acid alcohol these clnmps of chromatin resemble certain darkly staining masses which lie around the nncleus in certain instances. It is probable that these clumps of chromatin are thrown off from the nucleus and either disiutegrate in the plasma or are thrown out of the amoeba. This may be a preparation for encysting or may occur at any stage when there is a superflnity of chromatin in the nucleus. The nucleus of this amoeba at all stages is marked by its poorness in chromatin. Very often the reaction to chromatin stains is little, if at all, more intense than the protoplasm of the amoeba.

The type of nucleus here described for *Amoeba muris* corresponds exactly with the nucleus described by SCHAUDINN for *Entamoeba coli.*

Reproduction.

Multiplication of this amoeba is by division and encysting. I have not been able to find any stages of schizogony as described by SCHAUDINN for *Entamoeba coli,* in which there is a division of the

nucleus into 8 smaller nuclei, followed by a division of the amoeba into 8 smaller amoebae.

Multiplication by division.

In simple division the nucleus divides by a form of mitosis. In the earliest stages there is seen within the nuclear membrane a small spindle (Pl. X fig. 37c). At either pole of the spindle is a more darkly staining area. Achromatic fibres extend between the two poles, and arranged upon these fibres in a longitudinal manner are the chromatin granules which have left their position upon the nuclear membrane. Surrounding the spindle at this stage can still be seen some of the achromatic nuclear network, while enclosing the whole is the nuclear membrane which is deprived of all its chromatin. There does not seem to be a formation of definite chromosomes or of an equatorial plate as occurs in the amoeba described below.

At a later stage (Pl. X fig. 5 and 37d) the spindle is longer and is narrower at the middle. The same two darkly staining areas at either pole can be distinguished. The chromatin is becoming separated irregularly into two parts. The nuclear membrane is lying round the spindle. In later stages the constriction in the middle becomes more marked and the nucleus is divided into two smaller nuclei (Pl. X fig. 2). The division of the protoplasm does not follow immediately upon division of the nucleus. Free amoebae with two nuclei are frequently found and these may be watched upon the warm stage for some time without any signs of division. If this division of the protoplasm was longer delayed the nuclei might divide again and so produce a form of schizogony as described by Schaudinn for *Entamoeba coli.*

Multiplication by encysting.

Encysting of this amoeba for sexual reproduction and escape from the body of its host takes place in the caecum. As a general rule it is possible to find only a few cysts at any one time in the voided faeces of infected mice. These cysts as they escape from the mice are spherical or slightly oval and contain eight nuclei (Pl. X figs. 33—35). By killing the mice and examining the contents of the caecum and large intestine cysts in other stages of development can be found. Usually these cysts are scarce, but on two occasions they have been present in large numbers. It is prob-

able that in the normal course of events only a few of the amoebae are encysting at one time, but that when the contents of the caecum become unsuitable for the existence of the amoebae then large numbers of the amoebae encyst. On such occasions there is abundance of material and conditions are very favourable for the study of these stages.

Encysting as seen in living amoebae.

Amoebae about to encyst are distinguished by having an endoplasm cleared of all large inclusion products. Even at the beginning of encystment there may still be present granules of food material and bacteria. The cyst in its early stages is soft and gelatinous and the remains of the food material are thrown out of the body of the amoeba, apparently passing through the soft gelatinous wall. Only one amoeba is contained in each cyst. Three stages in the encysting of an amoeba kept under observation in the warm microscope chamber are shown in Pl. XII figs. 3, 4 and 5. In fig. 3 the animal is irregularly oval. It is surrounded by the soft gelatinous cyst and the protoplasm contains numerous food particles. Later on, the food particles were thrown out of the cyst (figs. 3 and 4) and at the same time the cyst becomes more spherical.

Fig. 5 is a later stage where the amoeba is within a spherical cyst. The protoplasm is cleared of all inclusions and lying on one side is the granular nucleus. The centre of the cyst is occupied by a large refractile body to be described below.

There are two types of cysts, one type in which there is present the refractile body just mentioned and a second type where this body is wanting. The subsequent development of the cyst is somewhat altered if this body is present. The centre of the cyst being occupied by this body, the result is that the nucleus is pushed to one side and the nuclear divisions have to take place in the limited space of the narrow layer of protoplasm. This also causes the development to proceed more slowly.

The presence of this refractile body seems to depend on the rate of encysting. If the amoebae encyst rapidly, probably owing to some sudden alteration in the intestinal contents, the large proportion of cysts contain this body. This seems to indicate that it is of the nature of food products which have not been thrown out of the animal. All intermediate forms exist between those which do not possess this refractile body and those which have it well

developed. Later on in the development, this refractile body becomes irregular in shape and breaks up into separate fragments.

The cysts of the amoeba are spherical or slightly oval. When the refractile body is present there may be more irregularity and forms as in text fig. 6 are sometimes seen.

The diameter of the cysts is about 12—14 μ but, exceptionally, smaller or longer cysts occur.

After the extrusion of food material and the formation of the cyst, the single nucleus divides by a process of simple division. The result of this division is a cyst with two nuclei and the majority of cysts found in the caecum are in this stage.

These cysts may be examined on the warm stage or in the warm microscope chamber and, under favourable conditions, which unfortunately are rare, the subsequent steps in their development may be followed.

Pl. XII figs. 7—17 are drawings of a cyst kept under observation during 4 hours in the warm microscope chamber. When this cyst first came under observation it had already undergone a part of its development. The single nucleus had divided and the process of maturation had taken place. These steps I have not followed in the living cyst but they will be described below in fixed and stained preparations. In the process of maturation each of the two nuclei gives up a great part of its chromatin to the protoplasm and also forms two reduction bodies. In Pl. XII fig. 7 is seen a cyst in which this has already taken place. There are two nuclei lying at opposite sides of the cyst, while the central portion of the cyst is occupied by the large refractile body. In one nucleus, the chromatin is evenly distributed, while, in the other, part of it is concentrated at one end. The refractile body was constantly changing in shape owing to the contractions of the surrounding protoplasm. The next stage in the development of this cyst was the migration of the nucleus with the irregularly distributed chromatin towards the other (Pl. XII figs. 8, 9, 10). At the same time chromatin began to concentrate at one end of the stationary nucleus. Apart from the earlier concentration of the chromatin in one nucleus and its migration, the two nuclei are quite similar. It might be suggested that the moving nucleus represented the male element, while the stationary nucleus was the female. The two nuclei now remained side by side for about $1^1/_2$ hours. During this time the chromatin which had concentrated at the ends of the nuclei was thrown out and collected in granules in the protoplasm (Pl. XII figs. 11, 12). The

nnclei at the same time became smaller in size and less distinct. There was no sign of the two nuclei fusing. After the expiration of abcnt 1½ hours each nucleus began to elongate as a refractile clear band which finally reached from one side of the cyst to the other (Pl. XII figs. 13, 14). These two bands were parallel and slightly curved, owing to the presence of the refractile body round which they passed. These two bands were spindles for the division of the two nuclei. The resnlt of this division was four nuclei which lay in pairs at opposite sides of the cyst. The two nuclei of each pair then apparently fused, producing again a cyst with two nuclei. These two nuclei then began to increase in size and almost immediately divided to form four nuclei. Pl. XII fig. 15 shows the cyst with one of the conjngated nuclei already divided while the other is in process of division. The granules of chromatin which were thrown out of the nuclei are still seen in the protoplasm. The duration of the spindle formation and conjngation was at most only 10 minutes, and this explains the difficulty of finding these stages in fixed preparations. The four nuclei resnlting from the first division after conjugation rapidly grow in size (Pl. XII fig. 16). At this stage the refractile body becomes irregular in shape and shows signs of breaking np. The development of this cyst was not followed any further, but the later stages were observed in other cysts.

In Pl. XII figs. 18—21 are represented four stages in the development of another cyst. In the first stage there are 4 nuclei with a refractile body. The nuclei finally divided to form 8, while the refractile body is becoming very irregular.

In Pl. XII figs. 22 and 23 are seen two stages in the development of a cyst which was left in the warm microscope chamber over night. In fig. 22 there is a spherieal cyst with two nnclei and a refractile body, while in fig. 23 the development is completed. There are now 8 nuclei and the refractile body has broken up and is represented by several shrivelled fragments.

Description of cysts in fixed and stained preparations.

For the study of the cysts the same methods of fixing and staining were nsed as for the free amoebae. The first stage in the process is shown in Pl. X figs. 6—9. In figs. 6 and 9 there is present the refractile body. The nuclens in these cases is large and contains a relatively large qnantity of chromatin. This nuclens then divides by a process of simple division (Pl. X figs. 10, 11). The

first nuclear division takes place very soon after the formation of the cyst. The stage with two nuclei is one of long duration and in this stage the nuclei are reduced in size by a throwing ont of chromatin. The chromatin passes out of the nuclei into the protoplasm causing the latter to stain very deeply, especially around the two nuclei, which themselves stain only faintly (Pl. X figs. 12 and 14). The chromatin is then either dissolved in the protoplasm or is thrown out of the cyst. Sometimes even at this stage remains of food products are still within the cyst. They are thrown out of the cyst also (Pl. X figs. 13, 20). This loss of chromatin reduces the nuclei to a much smaller size, while in some cases there appear to be no definite nuclei remaining, but only granules of chromatin in the protoplasm (Pl. X figs. 17—20). It may be that in these cases there is a complete destruction of the nuclei followed by their reformation from the chromatin in the protoplasm, as has been described by Schaudinn for *Entamoeba coli.* As these stages of *Amoeba muris* have not been followed in the living cyst and as a sufficient number of cysts showing this chromatin reduction have not been examined, a definite statement as to the dissolution and reformation of the nuclei cannot be made. It is, however, quite clear that a great part of the chromatin is thrown out of the nuclei. After this loss of chromatin the nuclei undergo a further reduction in the formation of reduction bodies. Each nucleus gives off two reduction bodies which are ultimately dissolved in the protoplasm or remain as darkly staining granules (Pl. X fig. 21).

The division of the one nucleus of the encysted amoeba and the following loss of chromatin and formation of reduction bodies I have unfortunately not been able to follow in the living cyst. All stages prior to the division of the one nucleus and stages after the formation of the reduction bodies I have followed in the living cyst as described above. There is considerable difficulty in keeping the cysts alive and as the stages I have failed to observe are of long duration this is easily explained. However, I have been able to examine a large number of fixed and stained cysts in this precise stage, so the steps in the development conld be followed.

After the chromatin reduction, both by throwing out of chromatin from the nuclei and formation of reduction bodies, there remain two smaller nuclei in the cyst. The two nnclei then come together as described above for the living cyst and at the same time they give up more chromatin as a final preparation for spindle formation and conjugation. In Pl. X fig. 22 is shown such a cyst with two

nnclei lying close to one another and surronnded hy a more darkly staining protoplasm dne, probably, to the chromatin which has passed into the plasma. The next step is the formation of the spindles and division of the nuclei. This stage is seen in Pl. X fig. 23 a preparation stained with Delafield's Hematoxylin. There are two spindles passing from the point where the two nuclei lay side by side, ronnd the refractile hody. The darkly staining masses in the cyst are probably food material or broken off fragments of the refractile hody. Some of these masses prohahly represent chromatin material. At either end of each spindle is a darkly staining cap. The grannles of chromatin are arranged longitudinally along the fihres. As in the nuclear division, in the free amoebae there is no formation of chromosomes. The resnlt of this nuclear division is two pairs of nnclei lying at opposite poles of the cyst. These nuclei then conjngate, giving a stage represented in Pl. X fig. 24. The nnclei resulting from conjugation have already increased in size and are preparing for the next division (Pl. X fig. 25, 26, 27, 28). The division of the four nnclei to form eight is in progress in Pl. X fig. 29 and 32, and is complete in Pl. X figs. 33—35. All these nnclear divisions are simple constrictions of the nuclei into two eqnal parts. The only spindles formed are those which give rise to the conjngating nuclei. The divisions of the nuclei take place at one time within the cyst. In the last division, for instance, all fonr nuclei divide together. In Pl. X fig. 30 is a cyst with only three nuclei where one nucleus has not divided, hut such an irregularity is the exception. After the conjugation of the nuclei the refractile hody hreaks up. This may take place soon after conjugation or it may he delayed till after the formation of the eight nuclei. The refractile body stains feehly and shows a conrse reticular structure. When it hreaks np, the separate parts shrink to form masses which stain deeply with Iron Hematoxylin and Delafield's Hematoxylin. These masses can be distinguished from chromatin hy not staining with borax carmine after differentiation in acid alcohol.

In the process of development the soft and gelatinous cyst wall becomes tough and resistent. At the same time there is formed within the cyst a second membrane which is well shown in Pl. X fig. 36, where the inner membrane has separated from the outer.

As stated ahove, it is the cysts which eight nuclei which escape from the intestine in the faeces. Such cysts remain without fnrther development. The outer cyst wall becomes tough and irregular (Pl. XII fig. 24).

I have not been able to follow the division of the protoplasm within the cyst nor the escape of the amoebae which must presnmably take place in the intestine of mice after their ingestion as is the case whith *Entamoeba coli*. One experiment is worth recording. though not absolutely conclusive. A mouse, which showed no amoeba cysts in its faeces after repeated examination, was fed upon cysts from another mouse. This mouse after 3—4 weeks was passing large numbers of cysts in its faeces.

It is probable that in the mouse there is a stage of active multiplication of the amoebae and that the formation of the sexual cysts does not occnr till later in the infection, as is true in coccidiosis.

The whole of this cycle of development bears a marked resemblance to the development of *Entamoeba coli* (*Amoeba coli*) described by Schaudinn. Schaudinn, unfortunately, has given no figures and one has to rely on a verbal description. He describes the cysts of *Entamoeba coli* as containing a single amoeba with protoplasm divided into an outer and denser layer containing the nucleus and an inner more liquid portion. The inner portion probably corresponds to what has been described as the refractile body in the cysts of *Amoeba muris*. After the division of the nucleus there ensnes a throwing out of chromatin from the two nnclei. Schaudinn there says that the remains of the nnclei are finally thrown out of the cyst, while another two nuclei are reconstructed from the chromatin in the protoplasm. As I have not followed these stages in the living cyst as Schaudinn did for *Entamoeba coli*, it is difficult to form an opinion on the resemblances or differences of these stages of the two amoebae. However, in *Entamoeba coli* this process it not invariable, as Schaudinn gives several alternative courses of development at this stage. The formation of reduction bodies and the development of eight nuclei correspond in the two cases. When we take into account the striking similarity of these two amoebae, both in the free condition and in their encysting process, it is difficnlt to avoid the conclusion that they are identical. The *Entamoeba coli* of the hnman intestine is a harmless parasite as is the *Amoeba muris* in the mouse and rat. Schaudinn found *Entamoeba coli* present in a large percentage of normal and healthy individuals and it is qnite conceivable, if not probable, that many of these intestinal Protozoa *Amoeba*, *Lamblia*, *Trichomonas* and *Hexamitus*, which are more commensals than parasites, may lead a harmless existence in the intestine of warm blooded animals of various kinds.

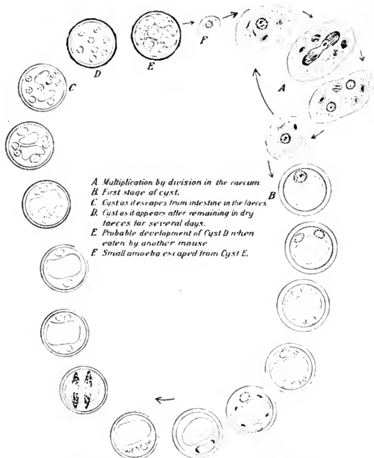


Diagram representing cycle of development of *Amoeba muris*.

Amoeba sp.

This amoeba, which is quite distinct from *Amoeba muris*, is found occasionally in the faeces of mice suffering from diarrhoea. In normal faeces the free amoebae are never found, but only their cysts. If faeces containing these cysts be kept moist for a few days, the free amoebae will escape from the cysts and commence multiplying

rapidly in the faeces. It is quite easy to cultivate these amoebae on the alkaline agar recommended by Musgrave and Clegg. A little of the faeces smeared on the surface of the agar in a Petri dish will give a rich culture in two or three days, even at the ordinary, temperature of the laboratory. The reproduction is still more rapid at a temperature of 25°—30° C. The bearing of this amoeba on the supposed cultivation of *Amoeba coli* has been considered above.

In the free state (Pl. XII figs. 25—30) this amoeba is characterised by having a distinct ectoplasm, which is quite clear and transparent and surrounds the liquid and granular endoplasm. The endoplasm contains the single nucleus and food vacuoles. There is no contractile vacuole. In some forms the endoplasm is full of small refractile granules of uniform size (Pl. XII figs. 25, 27). The movements of the amoeba are slow. There may be several pseudopodia formed at one time or only a single one. The pseudopodia are lobose and may be branched and they appear to be formed only of ectoplasm. Single long pseudopodia are formed, giving the amoeba an appearance as in Pl. XII figs. 26, 27. At other times a broad pseudopodium extends out from the body of the animal as a clear sheet of ectoplasm (Pl. XII fig. 28).

This amoeba multiplies by simple division, the nucleus first dividing by a form of mitosis. In the living animal little of the nuclear division can be seen, the spindle there appearing as a bright streak across the dividing animal. In fixed and stained preparations, the varions steps in the nuclear division can easily be followed. The best pictures are given in specimens fixed in snblimate alcohol and stained with iron hematoxylin. Very good results are also obtained by fixing in chromosmium fixative and staining with borax carmine.

The resting nuclens is ronghly spherical (Pl. X fig. 38). There is a definite nuclear membrane which is thin and devoid of chromatin. In the centre of the nucleus is a large deeply staining spherical mass. This is the nncleolus, over the surface of which all the chromatin of the nucleus is distributed. The space between the nnclear membrane and nucleolns is filled up by an achromatic network.

The first noticeable sign of division is a breaking np of the chromatin into smaller granules (Pl. X figs. 39, 40). Four is a very usnal number for these granules, bnt more than this may occur. These granules arrange themselves at the equator of the nnclens

as an equatorial plate. In the side view, this plate appears as a dark line of granules across one diagonal of the nucleus, while on each side of this line is a band of substance which stains a little more deeply than the rest of the nuclear contents (Pl. X figs. 41, 42). Fig. 41 represents the equatorial plate as seen from above. The equatorial plate then splits into two halves which move away from one another. There is probably here a splitting of the chromatin granules. A stage depicted in Pl. X figs. 43, 44, 45 is reached. There are two chromatin plates connected by fibres, while similar fibres extend from the two plates to the nuclear membrane. In fig. 45, the spindle is seen obliquely, while the four chromatin granules chromosomes in each plate are distinctly visible. At this stage the nuclear membrane is slightly elongated, while, stretched across its long axis, is the spindle, which is narrower than the transverse diameter of the nucleus. This leaves a considerable space around the spindle. As the spindle increases in length the two plates of chromatin separate and, at the same time, the transverse diameter across the nuclear membrane becomes reduced till it is about equal to that of the chromatin plates at the poles of the spindle (Pl. X figs. 46—49). During this elongation of the spindle the fibres stretching between the chromatin plates are replaced by a central spindle fibre, which is formed, as it were, by a fusion of these fibres. Towards its ends, the central spindle fibre opens out into a coneshaped structure which extends to the chromatin plates (Pl. X figs. 47, 49). At either extremity of the spindle is a hemispherical structure which fills up the cap-like ends of the elongated nuclear membrane. The whole spindle finally becomes much elongated and resembles the spindles of micronuclear division in infusoria. At this stage the transverse diameter at the middle of the spindle may be less than at either end. The amoeba then splits into two, the spindle dividing with it (Pl. X fig. 50). The nuclei of the resulting amoebae are formed by a fusion of the chromatin granules to the mass characteristic of the resting nucleus, while the remains of the spindle disappear.

The whole of this chromatin division and spindle formation takes place within the nuclear membrane, as is the case with the division of the nucleus in *Amoeba muris*, though in the two cases the spindles are different. The process resembles very closely the division of the micronuclei of infusoria, especially of *Paramaecium* as described by Richard Hertwig. Dangeard has described a somewhat similar process in *Amoeba hyalina*. In this latter case no

central spindle fibre is mentioned, bnt the formation of the chromosomes and their arrangement in the equatorial plate is similar in the two cases. In *Amoeba binucleata* there is also an intrannclear spindle formation as described by Schaudinn. In this case, however, there is a concentration of protoplasm around the poles of the nucleus as it occurs in the nuclear divisions of *Actinosphaerium eichhorni* (R. Hertwig).

The form of nuclear division fonnd in this amoeba with its intranuclear spindle leads up to such forms as occur in *Amoeba binucleata* and *Actinosphaerium eichhorni* with their concentration of protoplasm round the poles of the nncleus.

The cysts of this amoeba are fonnd in the faeces of mice and are formed in large numbers in the cultures. They have a diameter of from 7—14 μ, are spherical and of a light brownish colour. The cyst wall is quite smooth or very slightly irregular on its outer surface. Such a cyst is represented in Pl. X fig. 51. The cyst is completely filled by a single mass of protoplasm containing the nucleus, which resembles the nucleus of the free amoeba. Mice fed upon these cysts do not develop amoebae iu their faeces. The cysts pass unharmed through the intestine and, if brought into suitable conditions, the amoebae will escape. Exceptionally, when the mice are suffering from diarrhoca, the amoebae may leave the cysts while still in the large intestine and there multiply. This resembles the passage of the cysts of *Chlamydophrys stercorea* through the intestine. In this case also the *Chlamydophrys* may leave its cyst and multiply in the rectum.

Trichomonas intestinalis.

This flagellate is often present in very large nnmbers in the caecum. It occurs above the caecum in the lower parts of the small intestine to a much smaller extent. It is also found in the large intestine and large numbers of *Trichomonas* escape from the body in the faeces not contained in any cyst but contracted to a spherical form.

The characters of the living animal have been very well figured by Kunstler. Kunstler's figures often show more than three flagellae at the anterior end. This is never the case but the actual number three is difficult to make out except iu fixed and staiued preparations. *Trichomonas intestinalis* was again described by Laveran and Mesnil, who figured most of the points in the anatomy of this complicated flagellate.

A marked feature of this flagellate is the ease with which it becomes deformed when removed from the caecum and examined on a slide. This consists in a breaking loose of the margin of the undulating membrane, which then lashes about as a long flagellum attached to the anterior end of the animal. The animal also changes its shape and performs amoeboid movements. This tendency to change of body form applies more especially to the larger forms of *Trichomonas.*

A point that has not hitherto been noticed is the great variation in size. Large forms 20 μ in length are found and all intermediate sizes down to 3 μ, so that differences in size are not sufficient to distinguish different species of *Trichomonas.* In Pl. XI figs. 15, 16, 17, 20 are represented some of the smaller forms of *Trichomonas* abont 5 μ in length.

The general shape of the animal is well known (Pl. XII fig. 31). It is pear shaped with three flagellae springing from the blunt end and an undulating membrane with thickened border passing in a spiral manner round the body and terminating in a free flagellum. Projecting from the posterior end of the animal is a spine (Pl. XI fig. 1) which is the termination of a structure which passes through the body of the animal towards the nucleus. This is in all probability an organ of temporary fixation. GRASSI compared this organ to the axial filament of spermatozoa. LAVERAN and MESNIL describe it as the "baguette interne". These last workers figure its continuation through the body up to the blepharoplast. It is connected in some way with this organ but even in fixed and stained preparations it is difficult to make out clearly this connection. In the region of the nucleus it becomes less distinct but a row of granules are often seen in continuous series along one or other side of this organ and they may be traced ronud the nuclens to the blepharoplast (Pl. XI figs. 1, 3). This organ is fairly firm, but bends slightly with the movements of the animal. It does not stain with nuclear stains like other parts of the flagellar apparatus presently to be described. In the living animal it appears as a refractile rod.

Rnnning round the body on one side of the nndnlating membrane and following it in a spiral manner, is a shallow groove. This groove extends to the anterior or blnnt end of the animal and often appears as a small fissure in this region (Pl. XI figs. 1, 9, 14, Pl. XII fig. 31).

The nnclear strncture is best made out in specimens stained with DELAFIELD's hematoxylin. The nuclens is oval and has a thin

nuclear membrane. In the resting condition the chromatin is distributed in the form of granules through the nucleus (Pl. XI fig. 8). Very frequently, lying against the nucleus is a small vacuole, while in forms in process of division and possessing two nuclei two such vacuoles may be present, one against each nucleus (Pl. XI figs. 11, 13, 14).

The blepharoplast consists of a darkly staining mass which can often be made out as two closely lying granules. From the anterior of the two granules arise the three flagellae and the thickened border of the undulating membrane. From the other granule arises the stiff rod like structure described by Laveran and Mesnil and which serves as a support for the undulating membrane. This rod like body is quite firm and rigid, and is the most resistant part of the animal. In deformed specimens it may be seen projecting from the body as a stiff rod with its shape still retained. When the animals die and break up, this rod remains for some time recognisable in its original form. Sometimes, other fibres may be seen in the undulating membrane. These have been figured by Laveran and Mesnil and they serve as additional supports. A marked feature in the structure of the animal is a row of granules which lie parallel to the stiff supporting structure of the undulating membrane. These granules, which are best demonstrated by staining with iron hematoxylin, commence in the neighbourhood of the blepharoplast. They are uniform in size and are lost at the posterior end of the animal (Pl. XI figs. 1, 3, 4, 21). The whole of the region around the nucleus is very granular. All these granules, together with the thickened border of the undulating membrane and its rod like support which are connected with the blepharoplast, stain very intensely with nuclear stains and are probably chromatin in nature. This chromatin has to do with the complicated flagellar apparatus, and is chromatin set apart to control the motor functions of the cell. In the division of the animal we shall see that the nucleus divides independently of the flagellar apparatus and there, thus, appears to be a fairly sharp distinction between the chromatin of the nucleus and that of the flagellar apparatus, the chromidium. Whether the chromatin of the flagellar apparatus is being constantly supplied with chromatin from the nucleus, or whether the chromatin of the nucleus represents the sexual chromatin which is distinct from the chromatin of the flagellar apparatus, the trophochromatin, as maintained by Schaudinn and Goldschmidt, cannot be definitely stated till more is known of the origin of the two forms of chromatin present in this complicated flagellate.

Occasionally within the body of the *Trichomonas* are large vacuoles containing a large coccus. Similar vacuoles have been described above in *Amoeba muris* and they may be so large as to reduce the *Trichomonas* to a mere sac. As suggested for the amoeba, this may be a form of parasitism (Pl. XII fig. 32).

Multiplication of *Trichomonas intestinalis*.

Trichomonas intestinalis divides by longitudinal division. There is a division of nucleus, blepharoplast and of the peculiar pointed organ which projects from the posterior end of the animal. The undulating membrane and its support with the flagellae appear to be new formations.

The first step in the process is a division of nucleus and blepharoplast. The granules of chromatin in the nucleus run together to form larger masses. The number of these chromatin masses or chromosomes is usually six (Pl. XI fig. 10). The chromosomes, at first irregular, then become dumbbell shaped and each divides into two (Pl. XI figs. 2, 5, 6, 7, 12, 14). A constriction then appears in the nuclear membrane and the nucleus divides, each daughter nucleus apparently having one half of the divided chromosomes. In this process there is no indication of an intranuclear division centre as is found in *Euglena* and no definite spindle is formed. The chromosome formation is well developed, though other parts of the spindle apparatus are absent. After division of the nucleus, the large chromatin granules break up into the smaller granules characteristic of the resting nucleus.

As a rule the blepharoplast divides before the nucleus. It consists, as pointed out above, of two closely related granules. In division, each of these granules divides and the two pairs of granules so formed move away from one another. A fibre can often be seen extending between the two pairs of granules even after considerable separation has taken place (Pl. XI figs. 2, 4, 10, 11). Soon after division of the blepharoplast and frequently before division is complete, the rod like body which is to serve for the support of the new undulating membrane can be seen attached to the divided-off half of the blepharoplast (Pl. XI figs. 5, 6, 7, 10). The first portion of this structure may be formed by a splitting off from the one already existing, but, however it may have originated, it increases in size as the division of the animal proceeds, probably by growing out from the blepharoplast. At first no second undulating membrane

can be distinguished, but this appears later and is probably a new formation like the flagellae. The undulating membrane and its supporting apparatus continue to increase in size till they equal the size of those already existing. The appearances suggest that, just as the rod like support increases in size by growing out from the posterior of the two granules which constitute the blepharoplast, so the thickened margin of the undulating membrane increases in a similar way by growing out from the anterior of the two granules. The staining reactions of the blepharoplast, the margin of the undulating membrane and its rod like support are identical, and it would appear that the two latter were prolongations, as it were, of the former.

After division of the nucleus and blepharoplast, there commences a division of the pointed organ. This divides by longitudinal division and is the last part of the animal to divide (Pl. XI fig. 3). In later stages, it is seen extending through the body of the long drawn out animal from the neighbourhood of one nucleus to that of the other (Pl. XI figs. 15, 21). In the final stage, two animals are attached simply by this organ, which finally gives way, leaving the characteristic pointed ends.

The multiplication of *Trichomonas* may take place very rapidly, with the result that increasingly small forms are produced. These small forms may be only 3 μ in length. At other times division proceeds less rapidly and only large forms of *Trichomonas* are present.

I have not been able to find any sexual stages of this parasite. Schaudinn mentions in a short note that *Trichomonas* becomes an amoeba and that two of these amoebae, after giving off each two reduction bodies, become encysted together and conjugate. Within the cyst there is then a division into several parts with the formation of a large residual body. Such stages I have not encountered in the mice.

In the normal way many *Trichomonas* escape from the intestine in the faeces. These forms are contracted and spherical. There usually appears to be no cyst enclosing them, but forms as in Pl. XI fig. 35 are met with which apparently have a cyst. In the faeces the spherical forms of *Trichomonas* will retain their vitality for a week or more, if prevented from drying. If a little of such faeces which have been kept moist at the ordinary laboratory temperature for a week be mixed with salt solution and examined on the warm stage, it will be noticed that in a quarter to half an hour the

spherical *Trichomonas* show signs of life. The undulating membrane moves very slowly and soon the whole animal begins to rotate. This movement increases till finally the *Trichomonas* commence to swim abont as do the forms freshly taken from the caecum. This long snrvival of *Trichomonas* outside its host and the fact that no definite cysts are formed, as is the case with the amoebae and *Lamblia*, suggest the possibility of a direct infection taking place. To test this point some of the faeces containing *Trichomonas* which had been kept moist for several days was mixed with the juice from the stomach of a freshly killed mouse. On the warm stage the *Trichomonas* revived and remained alive for four or five hours, a space of time qnite long enough to allow of the *Trichomonas* passing through the stomach of a living mouse. It is thus quite possible that the infection may be spread by the ingestion of *Trichomonas* in the unencysted condition. The peculiar resistance of *Trichomonas intestinalis* and its long snrvival ontside the body, shows that it has not become very specially adapted to a life in the intestine. It is known that *Trichomonas* in the human subject can live in many other parts of the body. PROWAZEK has described them from the cavity of a tooth; they live in the vagina, and have been found in the lung in suppurative conditions and even in the stomach. It is exceedingly doubtful if these are distinct species. From the fignres given, it is impossible to judge of any differences. Much more probable is it, that the normal habitat of this flagellate is the intestine and, that under certain conditions which give a good bacterial growth, it may find its may from the intestine to the vagina, month, lung and so forth. It is, also, not at all improbable that the *Trichomonas* which live in the intestine of mice and other animals are one and the same species.

It is unusual to find a mouse which is not infected with *Trichomonas*. In quite healthy mice, the caecum will harbour enormons nnmbers and the flagellates appear to have not the least ill effect on their host. In mice suffering from diarrhoea from coccidiosis or other cause, the *Trichomonas* escape in large numbers in the faeces. Such appearances in the hnman snbject have given rise to the idea that diarrhoea may be caused by these flagellates. It is very probable that in the normal human intestine *Trichomonas* and other Protozoa are present much more frequently than has hitherto been imagined, and, in case of diarrhoea, escape in the free living form. Flagellates in the human faeces have been most freqnently enconntered in cholera and similar diseases, where no one would think of suggesting the

flagellates as the cause of the diarrhoea. In other cases where no definite cause for the diarrhoea can be found, the presence of the flagellates has erroneously led to their being taken as the cause in question.

Lamblia intestinalis.

This flagellate occurs sometimes in very large numbers in the upper part of the small intestine. As regards the general appearance of the animal and its movements there in nothing to add to the excellent description of Metzner. In his investigations into the structure of *Lamblia* as occurring in the intestine of rabbits, Metzner did not use the iron hematoxylin method of staining which gives very good pictures of the nucleus and flagellar apparatus. Very good results are obtained by fixing with sublimate alcohol and staining with iron hematoxylin and eosine.

As found in the small intestine of the mice, the Lamblia vary in size. There is little difference in the size of the peristome or sucking disc in different animals, but the variation is due more to the thickness of the body. In the smaller forms the body is thin and leaf like (Pl. XI fig. 37), while in the large forms it is thick and approaches to an oval (Pl. XI fig. 38). The general structure of the animal is shown in Pl. XI figs. 36—38. There are two oval nuclei, each having a definite nuclear membrane. The greater part of the chromatin is concentrated to an irregular body at the centre of the nucleus, while smaller granules are distributed over the nuclear membrane. There appears to be no connection between the two nuclei, as has been described by Metzner and other workers. The point to which the three pairs of posterior flagellae converge stains deeply in darkly stained individuals, and this region between the nuclei which lodges a large part of the flagellar apparatus might be taken as a link between the two nuclei. The individuality of the two nuclei is clearly brought out in the encysting process.

Between the two nuclei are seen two darkly staining rods with expanded ends. Posteriorly, these rods are continuous with the prolongations into the body of the tail flagellae. Springing from the enlargements at the hinder end of the two rods, is the middle pair of flagellae; on each side of the anterior ends of the two rods is a small granule, from which arises the anterior pair of flagellae. These, before becoming free, cross one another and then pass up to the margin of the peristome, or sucking-disc, which is slightly raised from the surface of the body. The two flagellae then run along the surface

of the rim of the peristome for a short distance. During this part of their course they are attached to the margin of the peristome and form, as it were, a narrow membrane. The flagellae finally leave the peristome rim and become free. From the pair of granules which gave origin to the anterior flagellae just described, there may be traced backwards two fine fibres which run parallel to the two darkly staining rods as far as their posterior ends, when they diverge and are continuous with the margin of the peristome and with the second pair of lateral flagellae. In some individuals there is present a group of granules which extends from the anterior end of the nucleus towards the anterior ends of the two rods, while, at the posterior end, there appears to be some sort of connection between the nuclear membrane and the peristome margin, at the point where it turns inwards round the posterior end of the nucleus.

The area of the body behind the two nuclei, the triangular area of Metzner is depressed to form a kind of groove in which the middle pair of flagellae lie. This groove runs towards the tail, on which it is lost. At the bottom of this groove may be seen two very darkly staining bodies one on each side of the middle line. They appear to lie on the continuations of the tail flagellae into the body (Pl. XI fig. 36), but in reality they are more dorsally situated (Pl. XI figs. 37, 38). These bodies were described by Metzner. Their function is unknown, unless they are connected with certain fibres which may be seen in some of the living animals. These are fibres (Pl. XII fig. 33), which arise from refractile granules situated in the anterior region of the animal. The granules are present in about equal number on each side of the middle line, while, running from them are fine fibres which, converging in a fan like manner as they approach the tail, terminate in a refractile body which probably corresponds with the darkly staining body described above. These fibres are not always distinguishable and have not been observed in fixed specimens. Their function is probably connected with the movements of the tail.

Though very large numbers of Lambliae may be present in the small intestine and these of different sizes, dividing forms are not to be found. There are, however, large numbers of encysted forms especially in the lower parts of the small intestine and large intestine. The cysts are oval and measure about 13 or 14 μ by 6 or 7 μ. The cyst wall is smooth and transparent. These cysts have been observed by several workers, but their contents have not been clearly described. Schaudinn, in a short foot note, mentions cysts, in each of which two Lambliae fixed together by their

suckers, are encysted. These are apparently sexual cysts. In cysts that I have observed only one animal is present. These cysts are formed by one of the larger forms of Lambliae described above. In the early stages, the several parts of the animal may be seen within the cyst. The details of the cyst contents may be readily brought out by staining with iron hematoxylin (Pl. XI figs. 30—32). Soon after the formation of the cyst, the two nuclei move away from their central position and come to lie at the anterior end of the animal. Before this migration, each nucleus becomes spherical and in so doing gives up part of its chromatin. In many cases, it appears as if the posterior end of each nucleus is divided off from the rest and remains as a dark mass attached to the margin of the peristome at this spot.

In Pl. XI fig. 30 is figured a cyst with two spherical nuclei at one end. The two darkly staining rods can be seen and also the crossing of the two anterior flagellae. The two darkly staining bodies are still present and are a striking feature in all the cysts. Other parts of the flagellar apparatus may be seen and the dark masses which represent the divided-off posterior ends of the nuclei. These latter gradually break up and pass to the posterior end of the cyst, where they become no longer distinguishable. The next stage in the development of the cyst is the division of the two nuclei. Each nucleus has a nucleolus. This becomes drawn out and dumbbell shaped and finally divided into two. The division of the nuclei follows, giving four spherical nuclei. These four nuclei sometimes lie crowded together and suggest a possible conjugation, but this has not been observed. In this stage, the cysts escape in large numbers from the body. If kept outside the body in the faeces, the cysts become thick and opaque, so that little of their internal structure can be made out. In some cases, the cysts, before they escape from the body, appear to contain two animals, so that, in all probability, the encysting process is followed by a division of the *Lamblia* into two daughter individuals. These cysts, if swallowed by the mice, which must frequently happen, would give rise to two of the smaller forms of *Lamblia*. It is possible that these cysts are not sexual cysts and that the division of *Lamblia* can only take place in the encysted condition. No division of *Lamblia* in the free state has been observed and the large number of cysts present would lend colour to this idea. I have not been able to observe escape of the Lambliae from the cyst which may take place in normal conditions, without it being necessary for the cysts to leave the host.

If such be the case, there may be another kind of cyst which wonld serve for the transmission of the infection to new hosts, or the one kind of cyst may serve both to maintain the infection in the host itself and, also, to spread the infection when they escape from the body.

Hexamitus muris (Grassi).

Syn. Dicercomonas muris.

This flagellate, first described by Grassi and later by Foa, is very commonly fonnd in the small intestine of mice, where it lives in company with *Lamblia*. It is characterised by having six flagellae at the anterior end of its body and two tail flagellae. The body is very variable in shape, but, in active forms, it is broad anteriorly and tapers to a point posteriorly. Some of these forms have been described by Foa as having a dorsal and ventral surface. The forms present in the small intestine have, as a rule, a narrow body (Pl. XII fig. 34). In the caecnm sometimes occur forms with a much thicker body and with large granules in the protoplasm (Pl. XII fig. 35). These latter may occnr with or without the narrower forms, and they resemble very much *Hexamitus inflatus*, though they had no month clefts at the insertion of the tail flagellae as fignred by Klebs for this form.

The narrower forms, which live mostly in the small intestine, but also, to a less extent, in the caecum, correspond with the *Dicercomonas muris* described by Foa. In these, the nuclens consists of two masses of chromatin lying one on each side of the anterior end of the body (Pl. XI figs. 24, 25, 29). Running throngh the body from the point at which the tail flagellae become free are two fibrous tracts, which stain darkly with nnclear stains. These tracts pass to the neighbourhood of the nuclei and there cross one another. They are then continned between the nnclei to end in certain granules, from which arise the six anterior flagellae. The arrangement of these grannles is difficnlt to make ont, owing to the minnteness of object. Foa figures one granule on each side, from each of which spring three of the six anterior flagellae. In the dorsal view of the animal figured by Foa each grannle is connected by a darkly staining fibre to the nucleus of its side. After examining a large number of specimens it appears to me, that there are several granules, perhaps six, arranged on the anterior parts of the fibrous tracts which themselves nnite at the extreme anterior end of the animal (Pl. XI figs. 24, 25, 29). The six flagellae are arranged in two sets of three, the

three flagellae of each side arising from grannles situated closely together.

The two masses representing the nuclei are in intimate relation with the two fibrous tracts. Whether there is an actual union hetween the nncleus and the fibrous tract of each side cannot be definitely stated (Pl. XI figs. 25, 29).

The origin of the tail flagellae is variable. Sometimes they arise close together (Pl. XI fig. 24). At other times they arise from the sides of the body, while there is a prolongation of the body hetween them as a tail process (Pl. XI fig. 29). All intermediate forms hetween these two types may he found.

As mentioned above, a larger form of *Hexamitus* is fonnd in the caecum. As this is sometimes found when the form of *Hexamitus* just described is ahsent and as it is only found in the caecum and never in the small intestine, it probably belongs to a distinct species. This is supported by certain differences in the nnclear and flagellar apparatus. The tail flagellae arise close together and they are continued throngh the body towards the nucleus in what appears as a single darkly staining fibrons hand (Pl. XI figs. 18, 19, 23). In specimens very much decolonred the two continuations of the tail flagellae may he seen extending through this hand like strncture (Pl. XI fig. 22). In this form the nnclear and flagellar apparatus at the anterior end of the animal are mnch more compact, so that it is impossible to distinguish the separate parts. The nucleus consists of a mass of chromatin on each side and from out this mass arise the six flagellae.

In division of these larger forms the parts of the hand-like structure corresponding to each tail flagellum become more distinct and separated from one another. There then follows a splitting of each part of the nncleus and along with this a division of the fibrons band-like structnre associated with it. This process resnlts in forms having fonr nnclear masses with fonr fihrons hands each ending in a flagellum (Pl. XI figs. 26, 27, 28). The body of the animal then divides so that each portion contains two chromatin masses and two fibrous bands which arrange themselves as characteristic of the free living forms. The division of the smaller form of *Hexamitus* takes place in a similar way. Some of the division forms of this *Hexamitus* have been figured by Foa.

In the caecnm certain oval cysts are to be found which contain *Hexamitus*. These cysts are about 6—7 μ in length and 3—4 μ in breadth. In stained preparations, the various parts of the animal

may be seen within the cyst (Pl. XI figs. 33, 34). Only one animal is contained in each cyst. In many of these cysts there appears to be a division of the nnclei, so that fonr chromatin masses result These cysts probably belong to the larger form of *Hexamitus*.

The larger form of *Hexamitus* may be simply the fully grown form of those that live in the small intestine, but the differences in body form, in nnclear structure and in habitat are sufficient to distinguish it from these.

If faeces of mice infected with *Hexamitus* be kept moist outside the body, it will be found that forms of *Hexamitus*, indistinguishable both in the living and in the fixed and stained conditions from those that live in the small intestine, begin to appear and multiply in the faeces. It is quite conceivable that this form of *Hexamitus*, five distinct species of which have been described by Klebs as occurring in solutions of decomposing material, is capable of living as well in decomposing matter as in the intestine of mice.

Schizogony in Coccidinm falciforme.

If one examines the intestines of mice in the early stages of the infection with this coccidium, it will be found that schizogony is proceeding very rapidly and enormous numbers of schizonts are present. Each epithelial cell may be attacked by many merozoites, often causing the epithelial cells to break down, thns liberating the schizonts, which, however, continue their development enclosed in a kind of cyst often with donble wall (Pl. XI fig. 44). Large numbers of these schizonts may be found in the debris. To the wall of the cyst the protoplasmic body of the schizont is attached at one spot and at this spot the wall is thickened or slightly invaginated (Pl. XI figs. 44, 48, 52, 55). These appearances snggest that the cyst is formed by the schizont, perhaps by a hardening of its surface. In those cases where two layers are present (Pl. XI fig. 44), the onter one may represent part of the protoplasm of the broken down epithelial cell.

The interesting point about this schizogony is that the merozoites, after attacking new cells, commence the process of schizogony before they have attained the size of the schizont from which they were derived. In this way, there is a continnal diminution in the size of the schizonts in the stage of schizogony. The largest forms give rise to merozoites about 12 μ in length, while the smallest schizonts have a diameter of not more than 3 μ and give rise to

merozoites about 3 μ in length (Pl. XI figs. 41, 50, 53). The smallest merozoites have the same structure as the largest forms. They are sickle shaped and have a nucleus in which the chromatin is concentrated at the centre to form a karyosome. All intermediate sizes are met with. Later on in the infection, these small forms of schizont are absent. The rapid schizogony with the production of the increasingly small schizonts is comparable with the rapid division of *Trichomonas* which occurs sometimes and which results in the production of very small forms. In the case of the coccidium the early stages of the infection give an abundant food supply and conditions favourable for rapid multiplication.

The smaller forms of schizonts have smaller nuclei in proportion to their size than do the larger forms; this difference in size is quite out of proportion to the difference in size of the schizonts (Pl. XI figs. 42, 47, 49, 50). When the larger schizonts undergo schizogony, the nucleus breaks up and the chromatin is scattered in the cell (Pl. XI figs. 39—42, 47). The greater part of this chromatin is either thrown out of the schizont or is dissolved, while only a small part arranges itself, as the nuclei of the merozoites, over the surface of the schizont. In these large schizonts there is thus a superfluity of chromatin present in the nucleus. In the smaller schizonts the nuclei are much smaller and the formation of the nuclei of the merozoites takes place by a process of binary fission, the whole of the chromatin of the nucleus being used up in the process. In the later stages of the infection only the large schizonts are present and at this time begin to appear the gametocytes.

The method of this schizogony is interesting in the light of facts brought forward by Richard Hertwig to show that cell division is dependent on the existence of a certain relation between the quantity of chromatin in the nucleus and the protoplasm of the cell. When the right relation exists between these two cell constituents, the cell will divide, but when this relation is disturbed in any way the cell division cannot take place till the relation is re-established. In the coccidium under consideration the relation existing between the nucleus and protoplasm of the small schizonts may be that one favourable to division. This relation is maintained and the rapid schizogony ensues. As the infection advances the condition of life of the coccidia is less favourable, many epithelial cells are destroyed and the mice may be acquiring some form of resistance. Under these conditions, the nutrition of the coccidium

cell is distnrbed and the relation existing between nucleus and protoplasm is changed. The relation is no longer one which stimulates division and the large schizonts with their large nuclei result. These large schizonts, before they can divide, discard a large part of their chromatin and so, re-establishing the relation, undergo schizogony. Later on in the infection the gametocytes appear and the production of these may be the result of those changes in nutrition which give rise to the large schizonts. The continued disproportion existing between nucleus and protoplasm may lead to a condition which can no longer be remedied by a throwing out of chromatin, but only by the conjugation of differentiated gametes.

References to Literature.

Blochmann, F. (1884): Bemerkungen über einige Flagellaten (Trichomonas vaginalis, Trichomonas batrachorum, Trichomastix lacertae). Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 40 p. 42.

Bütschli (1883—1887): Mastigophora in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.

Casagrandi e Barbagallo (1887): Entamoeba hominis s. Amoeba coli. Annali d'Igiene sperimentale. V. 7 fasc. 1.

Dangeard, P. A. (1900): Étude de la karyokinèse chez l'Amoeba hyalina sp. nov. Le Botaniste V. 7 p. 49—82.

— (1900): Étude de la karyokinèse chez la Vampyrella vorax.

Doflein, F. (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena (Gustav Fischer).

Foa, A. (1904): Ricerche intorno a due specie di flagellati parassiti. Atti della Reale Accademia dei Lincei V. 13 p. 121—130.

Goldschmidt, R. (1904): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. V. 5 p. 126—144.

— (1904): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. Anat. V. 21 p. 49—140.

Grassi (1881): Amoeba muris. Atti a Società ital. d. Scienze naturali V. 24 p. 181.

— (1882): Hexamitus muris. Atti d. Società ital. d. Scienze naturali V. 24 p. 106.

— u. Schewiakoff: Megastoma entericum. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 46.

Hertwig, R. (1899): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. V. 19.

— (1903): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. V. 23 p. 49—62.

Jürgens (1902): Zur Kenntnis der Darmamöben und der Amöbenenteritis. Veröffentlichungen aus dem Gebiete des Militärsanitätswesens Berlin V. 20 p. 110.

Klebs, G. (1893): Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 55.
Kunstler, T. (1898): Observations sur le Trichomonas intestinalis. Bull. Sci. France Belgique V. 31.
Laveran et Mesnil (1901): Sur la morphologie et la systematique des Flagellés à membrane ondulante (genres Trypanosoma Gruby et Trichomonas Donné). C. R. Ac. Sci. Paris V. 133. 3 p. 131—137.
Marchand, F. (1894): Über das Vorkommen von Trichomonas im Harn eines Mannes, nebst Bemerkungen über Trichomonas vaginalis. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. V. 15 p. 709f.
Metzner, R. (1902): Untersuchungen an Megastoma entericum (Grassi) aus dem Kaninchendarm. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 70. 2.
Minchin (1903): Sporozoa in Lankester's Treatise on Zoology. London (A. and C. Block).
Moritz u. Hölzl (1892): Über Häufigkeit und Bedeutung des Vorkommens von Megastoma entericum im Darmkanal des Menschen. Sitz.-Ber. d. ärztl. Vereins in München.
Musgrave and Clegg (1904): Amoebas: Their Cultivation and Etiologic Significance. Department of the Interior, Bureau of Government Laboratories, Biological Laboratory, Manila.
Prowazek (1903): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. V. 2.
— (1904): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Berlin V. 21 p. 1—41.
Perroncito (1887): Über die Einkapselung des Megastoma intestinale. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. V. 2 p. 738.
Schaudinn (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin p. 130—141.
— (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte V. 19.

Description of Plates.

All the preparations from which the drawings were made were fixed in Sublimate-Alcohol (2 : 1) and stained with Ironhematoxylin except Pl. X figs. 5, 23, 37 and Pl. XI figs. 5 to 4, and 35 which were stained with very dilute Delafield's hematoxylin.

Plate X.

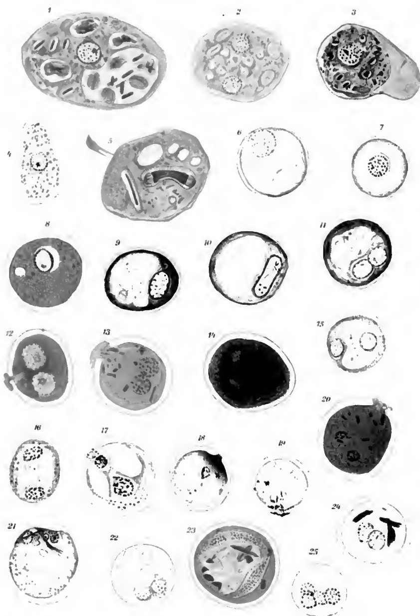
Figs. 1—37. *Amoeba muris.*

Figs. 1—5. Free amoebae. 1. Large form with single nucleus and many food vacuoles including bacteria and *Trichomonas*. 2. *Amoeba* with two nuclei. 3. *Amoeba* with pseudopodium. 4. *Amoeba* with clear endoplasm. 5. Form showing dividing nucleus in spindle stage.

Figs. 6—9. First stage of cyst formation in which the single nucleus is present. 6 and 9 show the large refractile body.

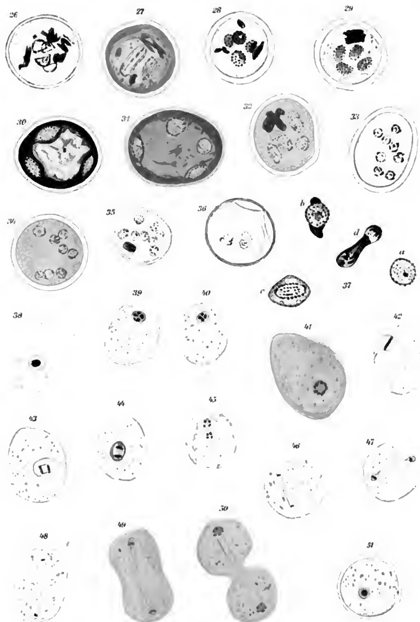
Figs. 10—11. Division of single nucleus.

Fig. 12. Cyst with two nuclei surrounded by darkly staining protoplasm due to chromatin which has passed out of nuclei.



Wenyon

Gustav



Fischer, [illegible]

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Fig. 13. Cyst with two nuclei and remains of food material being thrown out through gelatinous cyst wall.

Fig. 14. Cyst with two nuclei and very darkly staining protoplasm.

Figs. 15, 16. Cysts with two nuclei and refractile body occupying centre of cyst.

Fig. 17. Cyst with two nuclei and two refractile bodies. From one nucleus chromatin is passing out of cyst.

Figs. 18, 19. Cysts showing chromatin which is being thrown out. In these cysts no definite nuclei are left.

Fig. 20. Cyst with two nuclei much reduced in size. Chromatin and remains of food material passing out.

Fig. 21. Cyst with two nuclei and reduction bodies.

Fig. 22. Cyst with two nuclei after formation of reduction bodies. The two nuclei are lying together and chromatin is passing from the nuclei into the protoplasm which is staining darkly round the nuclei.

Fig. 23. Cyst with refractile body and two spindles. This is a stage a few minutes later than the stage represented in fig. 22. The darkly staining bodies present are partly food material and partly chromatin. The spindles will give rise to four nuclei which will conjugate in pairs.

Fig. 24. After conjugation of the nuclei, the two resulting nuclei increasing in size.

Fig. 25. A stage a little later than fig. 24 in which one nucleus has divided and one is almost divided.

Figs. 26, 27. Stages showing division of the two nuclei.

Fig. 28. Cyst with four nuclei and darkly staining food material.

Fig. 29. Cyst with four nuclei preparing for the next division.

Fig. 30. Cyst with refractile body and three nuclei. — Irregular division of nuclei.

Fig. 31. Cyst with refractile body and four nuclei.

Fig. 32. Cyst with four dividing nuclei.

Figs. 33—35. Cysts with eight nuclei. In 35 there is still a mass of the refractile body present.

Fig. 36. Cyst with somewhat shrunken walls to show the double nature of the cyst.

Fig. 37. a. Resting nucleus with greater part of the chromatin on the nuclear membrane. b. Nucleus with chromatin clumps which will be thrown off and ultimately disappear in the protoplasm. c. Stage in nuclear division. Within the nuclear membrane is the small spindle. At either pole is a more darkly staining region and between these the spindle fibres run. The granules of chromatin have left the nuclear membrane and now lie along the spindle fibres. d. Later stage of the spindle. The nuclear membrane now fits closely round the spindle while the chromatin is separating irregularly into two parts. All these nuclei from unencysted amoebae.

Figs. 38—41. Amoebae cultivated from faeces of mice. These amoebae are found occasionally in the rectum.

Fig. 38. *Amoeba* with resting nucleus.

Figs. 39—40. *Amoeba* with nucleus preparing for division with chromatin breaking up into smaller particles.

Figs. 41—42. Two views of equatorial plate stage.

Figs. 43—44. Amoebae with nuclei in process of division. The equatorial plate has divided. In 44 the spindle fibres can be seen extending between the poles of the nucleus.

Fig. 45. Oblique view of spindle at a stage a little later than in fig. 44. The two halves of the equatorial plate seen in surface view. In each plate fonr ehromosomes.

Figs. 46—49. Different views of later stages of the spindle. In 47 and 49 the pole caps can be easily seen and also the central spindle fibre.

Fig. 50. Spindle drawn out to its utmost extent and division of amoeba almost complete.

Fig. 51. Eucysted amoeba. These cysts are fonnd in the faeces of mice and also in old cultnres of the amoeba.

Plate XI.

Figs. 1—17, 20—21. *Trichomonas intestinalis.*

Fig. 1. General view of animal.

Fig. 2. Showing divided blepharoplast with connecting fibre and the dividing chromosomes iu the nucleus. The supporting rod for the new undulating membrane is present though smaller than the original one.

Fig. 3. Division almost complete. The pointed organ only partially divided.

Figs. 4—7, 9—14. Various stages of division.

Figs. 15—17, 20. The smaller forms of *Trichomonas*, drawn uuder higher magnification. Figs. 15, 17 are forms in division. Fig. 16 form measuring about 4 μ in longest diameter.

Fig. 21. Form in last stage of division.

Figs. 18, 19, 22—29, 33, 34. *Hexamitus muris.*

Figs. 18, 19, 22, 23. Larger form of *Hexamitus* only found in caecum.

Figs. 24, 25, 29. Smaller form fonnd in small intestine.

Figs. 26—28. *Hexamitus* in division.

Figs. 33—34. Cysts of *Hexamitus.*

Figs. 30—32, 36—38. *Lamblia intestinalis.*

Figs. 30—32. Cysts of *Lamblia.* 30 with two nuclei, 31 with nuclei in division and 32 with four nuclei.

Fig. 36. View of *Lamblia* from ventral surface.

Fig. 37. Side view of small form of *Lamblia.*

Fig. 38. Side view of larger form of *Lamblia.*

Figs. 39—55. *Coccidium falciforme* in stages of schizogony.

All the drawings in Pl. X were made with Zeiss drawiug apparatus under Zeiss $^1/_{12}$' achromatic and oc. 4. In Pl. XI the same magnification was used for all except the figures of *Hexamitus* and figs. 15—17, 20 which were drawn under Zeiss apochromatic 2 mm and 18 comp. oc., figs. 30—32 made with $^1/_{12}$' achromatic and oc. 5, and figs. 36—38 which were drawn in outline with $^1/_{12}$' achromatic and 18 comp. oc. while the details were filled in uuder oc. 4.

Plate XII.

All figures are taken from the living objekt.

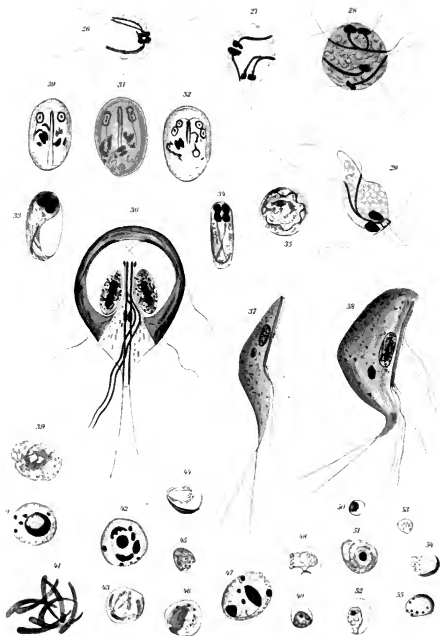
Fig. 1. Amoeba with large vacuole containing *Trichomonas.*

Fig. 2. Amoeba with vacuoles containing cocci.

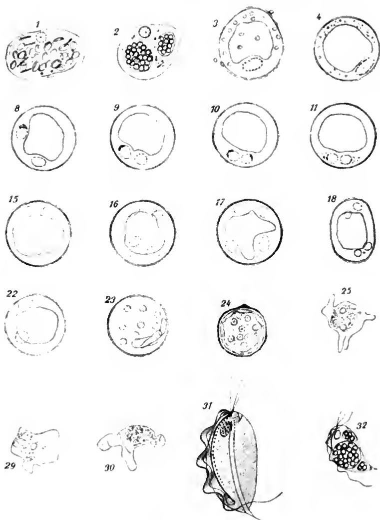


Wenyon

Verl. v Gustav


26
27
28
30
31
32
29
33
36
34
35
37
38
39
44
42
45
48
50
53
51
54
41
43
46
47
49
52
55

Fischer, ...



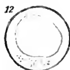
Wenyon

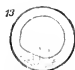
Verlag von Gustav

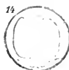




























Fischer in Jena.

Figs. 3—5. Drawings of Amoeba during process of encysting.

Fig. 6. Oval cyst of Amoeba.

Figs. 7—17. Stages in the development of a cyst as observed in a preparation kept warm in warm microscope chamber for four hours.

Figs. 18—21. Final stages of development of a cyst.

Figs. 22, 23. Two stages of a cyst left in warm chamber through the night.

Fig. 24. Cyst of Amoeba kept dry for two weeks.

Figs. 25—30. Various forms of the Amoeba cultivated from faeces of mice.

Fig. 31. Semi diagramtaic representation of structure of *Trichomonas intestinalis.*

Fig. 32. *Trichomonas* with large vacuole full of cocci.

Fig. 33. Showing fibres in living *Lamblia.*

Figs. 34—35. Two forms of *Hexamitus.*

Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms.

Von
Sergius Kuschakewitsch (Odessa).

(Hierzu Tafel XIII—XVI und 12 Textfiguren.)

Als Objekt der vorliegenden Beobachtungen haben mir die Gregarinen gedient, die im Darme der Larve von *Tenebrio molitor* (Mehlwurm) ihren Sitz haben. In den letzten Jahren wurden dieselben Tiere zweimal untersucht. Berndt (1902) hat den Lebenscyclus von *Gregarina cuneata*, *Gregarina polymorpha* und *Gregarina steini* verfolgt. Ihm haben wir eine ausführliche Zusammenstellung der Beobachtungen der früheren Forscher, welche sich mit den Mehlwurmgregarinen beschäftigt haben, zu verdanken, was mir jetzt die Mühe einer historischen Einleitung erspart. Léger und Dubosq (1904), indem sie dieselben Gregarinen nachuntersuchten, haben gezeigt, daß Berndt unter dem Namen von *Gregarina polymorpha*, außer dem richtigen Vertreter dieser Art, noch eine zweite selbständige Form beschrieben hatte, die von ihnen mit dem Namen *Steinina ovalis* belegt wurde. Die französischen Forscher haben die ersten vegetativen Stadien von *Gregarina cuneata* und *Steinina ovalis* hauptsächlich untersucht, und zwar das Eindringen des Sporozoiten in die Epithelzelle und seine Umwandlung zu dem erwachsenen Sporonten.

Ich habe ebenfalls in dem Darme der Mehlwürmer, die mir Vogelhändler in München geliefert hatten, die vier oben erwähnten Arten gefunden: *Gregarina cuneata* (F. St.), *Gregarina polymorpha*

(Hamm.), *Gregarina steini* (Berndt) und *Steinina ovalis* (F. St.). Die letztere Form war immer sehr schwach vertreten und verschwand zeitweise ganz und gar; deshalb konnte ich sie bei meinen Beobachtungen nicht berücksichtigen.

Untersuchungsmethoden.

Als Fixierungsflüssigkeiten habe ich die Schaudinn'sche (Alkohol-Sublimat-Essigsäure) und die Carnoy'sche (Alkohol-Chloroform-Eisessig) am besten gefunden. Für die Beobachtungen an vegetativen Stadien wurden Ausstrich-, Total- und eventuell auch Schnittpräparate angefertigt. Die Cysten wurden in lebendigem Zustande sowie an Präparaten, die auf verschiedene Weise angefertigt waren, untersucht. Gute Totalpräparate haben mir für das Verständnis der Grundzüge des Entwicklungsgangs der Cyste den größten Dienst geleistet, und die Behauptung von Berndt, daß an solchen Präparaten nur das Vorhandensein von zwei Individuen in jeder Cyste sich konstatieren läßt, hat sich als unbegründet erwiesen. Für die Untersuchung der Einzelheiten wurden die vorher in toto durchmusterten Cysten in Schnitte zerlegt oder in Nelkenöl zertrümmert. Eine sehr ausgiebige Methode, um in kurzer Zeit eine Menge von lehrreichen Präparaten anzufertigen, ist das von Léger (1904) angewandte Zerquetschen der lebendigen Cysten auf einem Deckgläschen, deren rasches Fixieren und weiteres Behandeln nach Art von Ausstrichpräparaten.

Unter natürlichen Bedingungen ist die Entwicklung der Cysten im Mehlwurmdarme auf die ersten Stadien beschränkt, auf denen sie mit den Fäces entleert werden. Für die Annahme eines von Berndt vermuteten endogenen Cyclus habe ich keine Andeutung gefunden. Die späteren Stadien wurden gewonnen, indem die aus dem Darme herausgenommenen Cysten in einer feuchten Kammer weiter gezüchtet wurden. Als Kulturmedium diente ein Darmsafttropfen. Das sehr schädliche Auftreten von Pilzen in den Kulturen läßt sich leicht durch peinliche Reinlichkeit (jedesmaliges Waschen der Kammer mit Seife und Anwendung eines nur dünnen Darmsaftes als Kulturflüssigkeit (eventuelle Verdünnung mit Cölomflüssigkeit des Wirtes) vermeiden. In dem Darme selbst waren die späteren Stadien zu bekommen, indem der After des Mehlwurms mit einer dicken Lösung von Mastyx in Äther verklebt wurde.

Als Farbstoff für die Ausstrich- und Totalpräparate der Trophozoiten und die Cystentotalpräparate habe ich ausschließlich Borax-

Karmin benutzt, welches bei nachträglicher Aufhellnng der Objekte in Nelken- oder Cedernöl die klarsten Bilder gegeben hat. Für die Schnitte nnd Ausstriche der zersprengten Cysten wnrden hauptsächlich Hämatoxylin nach Delafield und das Eisen-Hämatoxylinverfahren angewandt.

Die vegetativen Vorgänge.

Bezüglich der äußeren Gestalt der Tiere kann ich anf die Arbeiten von Berndt (1902) und Léger u. Duboscq (1904) verweisen, die in dieser Zeitschrift erschienen sind. Hier werde ich nur einige, den Epimerit der *Gregarina polymorpha* betreffende Tatsachen anführen. Die kleinsten der von mir beobachteten Tiere (26 μ) besitzen keinen abgesetzten Epimerit, sondern nur eine doppelkonturierte Verdicknng der Pellicula, die das etwas schmalere vordere Protomeritende als eine Kappe deckt (Textfig. A). Bei größeren Tieren (meistens schon von 30 μ an) erscheint die Oberfläche dieser Kappe mit abgerundeten Warzen besetzt, so daß der Kappenrand im optischen Längsschnitte gefranzt aussieht (Textfig. B). Dann gewinnt der vordere Abschnitt des Protomerits mehr Selbständigkeit, indem eine Ringfurche ihn von dessen übrigem Teil abgrenzt. Anf diese


Fig. A.
Oc. 4 Ob. 2.


Fig. B.
Oc. 4 Ob. 2.


Fig. C.
Oc. 4 Ob. 2.

Weise bekommen wir einen regelrechten Epimerit. Sein Ectoplasma zieht sich stellenweise von der verdickten Pellicula znrück, und es werden auf diese Weise kleine kugelige Hohlräume gebildet. Ihre änßere Wand besteht aus der alten doppelkontnrierten Pellicnla, die innere — aus einer nen ausgeschiedenen dünnen nnd festen Membran (Textfig. C). In dieser Form scheint der primäre Epimerit den Höhepunkt der Entwicklung zu erlangen und verloren zu gehen. Meistens haben die 60—70 μ großen Tiere das Sporontenstadium erreicht.

Anffallenderweise erscheinen in einigen Kultnren anch die viel größeren Individuen mit Epimeriten versehen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß es sich dabei nm eine Regeneration des Epimerits handelt. In der Tat konnte ich vollständige Serien von dem Nen-

bildungsprozeß des Epimerits finden, wie es die Textfiguren D—G an Tieren veranschaulichen, deren Größe von 90 bis 150 μ schwankt.

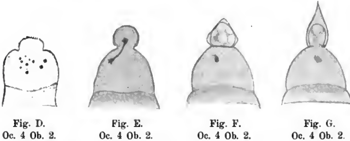


Fig. D. Oc. 4 Ob. 2. Fig. E. Oc. 4 Ob. 2. Fig. F. Oc. 4 Ob. 2. Fig. G. Oc. 4 Ob. 2.

Die auf diese Weise gebildeten Epimerite sind spitz kegelförmig und haben eine glatte Oberfläche (Textfig. G), unterscheiden sich also

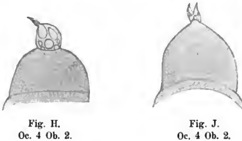


Fig. H. Oc. 4 Ob. 2. Fig. J. Oc. 4 Ob. 2.

beträchtlich von denen der kleinen Cephalonten. Auf den Textfiguren H nnd I sind die Vorderenden zwei noch größerer Tiere (208 resp. 225 μ) mit etwas abweichend gestalteten Epimeriten abgebildet.

Die Regeneration des Epimerits wurde schon von Léger und Duboscq (1902) bei der Gregarine *Pyxinia möbuszi* beobachtet. Die Autoren fassen die Fähigkeit der betreffenden Art, den Epimerit abzuwerfen und dann wieder zu bilden, als eine Anpassung an die Häntnngen des Wirtes auf. Die Bildung eines transitorischen Epimerits, der rückgebildet und durch den definitiven ersetzt wird, haben dieselben Forscher (1904) für *Stylorhynchus longicollis* beschrieben.

Ich will jetzt gewisse Einzelheiten der inneren Struktur der von mir nntersuchten Objekte erörtern. In Anbetracht der großen Ähnlichkeit der drei Arten werde ich nur *Gregarina cuneata* näher beschreiben und dabei auf einige Besonderheiten der beiden anderen Species im einzelnen eingehen.

Auf einem Querschnitte (Fig. 1) kann man deutlich drei Schichten des Tierkörpers unterscheiden. Die äußerte Schicht bildet die dicke Pellicula mit ihren gewöhnlichen Längsleisten, die sich im Querschnitt als eine Zahnradkontur darstellt. Nach dem Centrum zu folgt dann eine Zone von kompaktem, feinalveolarem Ectoplasma, das meistens frei von jeglichen Einschlüssen ist. Im Centrum findet sich die Entoplasmamasse. Diese hat im allgemeinen eine deutliche Wabenstruktur, wobei die Alveolen bald kaum erkennbar klein, bald zu großen Vacuolen angewachsen sind. Im Entoplasma finden sich dreierlei Einschlüsse.

In den Wabenlumina treten Paraglykogenkörner auf. Dies sind runde, stark lichtbrechende Körper, die im Durchmesser eine Größe von 6 μ erreichen können und eine deutliche konzentrische Struktur zeigen (Textfig. K). Die letztere ist schon in frischem Zustande als eine Reihenfolge von dunkleren und helleren Schichten zu unterscheiden, tritt aber besonders deutlich nach Behandlung mit Jodlösungen oder an den mit Anilinfarbstoffen (Safranin, Gentiana, Magenta) gefärbten Präparaten hervor.



Fig. K.
Oc. 12 Ob. 2.



Fig. L.
Oc. 8 Ob. 2.

Fast immer sind im Entoplasma kleine bräunliche, stark lichtbrechende Körperchen zu sehen, die bei Betrachtung von der Oberfläche sehr hell, bei tieferer Einstellung sehr dunkel erscheinen. Sie treten zuerst in den Wabenwänden auf, bei ansehnlicherer Größe scheinen sie in die Wabenlumina hineinzufallen. Dort scheinen sie dem Paraglykogen als Ansammlungscentra zu dienen, da man sie häufig in der Mitte der Paraglykogenkörner finden kann (Textfig. K). Manchmal habe ich Anhäufungen dieser bräunlichen Körperchen in besonderen, größeren Vacuolen gesehen (Textfig. L). In anderen Fällen waren Ansammlungen auf der Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma zu konstatieren. Die Hauptmasse dieser Gebilde liegt bisweilen im Protomerit. Ich glaube, daß diese Körnchen mit denen identisch sind, die unlängst Léger (1906) für die Gregarine *Taeniocystis mira* beschrieb, und die er, anscheinend mit Recht, für Exkretstoffe hält. Ähnliche Gebilde sind schon lange bei anderen Protozoen bekannt: Ciliata, Flagellata (Bütschli 1880—89), Rhizopoda (Pénard 1902).

Als konstante Bestandteile des Entoplasmas sind, meiner Meinung nach, die kleinen Chromatinkörnchen zn betrachten, die in den Wabenwänden eingelagert sind. Bald treten sie vereinzelt auf, bald dnrchsetzen sie das Plasma so dicht, daß sie den Charakter eines Chromidialnetzes annehmen (Fig. 1). Dieses Netz kann im ganzen Entoplasma des Tieres gleichmäßig verbreitet oder nur stellenweise vorhanden sein. Dann nimmt das Protoplasma des Tierkörpers auf den Totalpräparaten ein fleckiges Aussehen an. In anderen Fällen durchzieht das Chromidialnetz das Plasma in Form von langen Strängen.

Das Chromidialnetz scheint also, wenn es auch verschieden stark entwickelt nnd verbreitet vorkommt, fast niemals vollständig zu fehlen. In dieser Hinsicht erinnert es an den Chromidialapparat von *Actinosphaerium* (R. Hertwig, 1904). — Was für eine Bedeutung hat nnn dies Gebilde? Bedeutet es eine Ausscheidung von Kernteilen, die funktionell unbranchbar sind, wie es R. Hertwig für die Chromidien von *Actinosphaerium* annimmt? Oder ist es Chromatin, das im Leben der Zelle noch eine funktionelle Rolle zn spielen hat, was mehr den Anschannngen von Goldschmidt (1905 b) entsprechend wäre? Die Frage ist zurzeit kaum zu entscheiden.

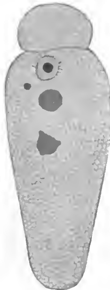


Fig. M.
Oc. 4 Ob. 2.

Es können im Entoplasma anch viel größere, unregelmäßige, chromatische Körper anftreten (Fig. 58). Einzelne von ihnen erreichen manchmal die Größe des Kernes (Textfig. M, *Gr. steini*). Sie werden wahrscheinlich durch das Zusammenballen der kleineren Chromatinkörner gebildet.

Die extranucleären Chromatinelemente, die schon Schneider (1875) bei den Gregarinen gefnnden hatte, wurden in den letzten Jahren von verschiedenen Autoren bei den Vertretern dieser Gruppe beobachtet (Drzewecki, 1903; Léger 1904 a, 1906, 1907; Léger n. Duboscq 1902, 1904). Große kernartige Chromidialgebilde hat Drzewecki bei jnngen *Monocystis* von *Lumbricus* nnd wahrscheinlich Brass (1883—84) bei *Gregarina polymorpha* gesehen.

Der Kern unterscheidet sich nicht von dem für die Gregarinen gewöhnlichen Schema. Es ist ein Bläschen, das durch eine deut-

liche Membran von dem Plasma abgegrenzt ist. Was die Beschaffenheit dieser Kernmembran betrifft, so scheint sie protoplasmatischer Natur zu sein. Sie färbt sich wenigstens immer auf dieselbe Weise, wie das Plasma, bei Anwendung von allen von mir benutzten Färbemethoden. In dieser Beziehung stimmen meine Beobachtungen mit denen von Doflein (*Noctiluca*, 1900), Zuelzer (1904), Pénard (1902), Awerinzew (1907) (Süßwasserrhizopoden) und Strassburger (1884) überein. Bütschli (1876), Pfitzner (1883), R. Hertwig (1896, 1898), Wassilieff (1902) leiten dagegen die Kernmembran vom Kerngerüste ab.

Das Kernbläschen ist mit feinwabigem Caryoplasma ausgefüllt, in dem ein runder Nucleolus (Caryosom der Autoren) sich findet. Als Ausgangspunkt kann man einen Kern betrachten, dessen ganzes Chromatin im Nucleolus konzentriert ist. In diesem ziemlich seltenen Falle sind keine Chromatinelemente sogar bei Anwendung der E.-H.-Färbungsmethode im Liningerüst zu finden (Fig. 3). Der Nucleolus scheint aus einer homogenen, stark färbbaren Grundsubstanz zu bestehen, die mit verhältnismäßig kleinen und spärlichen Vacuolen durchsetzt ist. Nicht selten ist in dem Nucleolus eine Anhäufung der oben beschriebenen Exkretkörnchen zu sehen. Ein solcher Zustand des Kernes ist als Ausdruck seiner funktionellen Ruhe zu betrachten.

Viel häufiger findet man Kerne im Zustande einer mehr oder weniger intensiven Tätigkeit, wo ein Teil des Chromatins so zu sagen mobilisiert wird, indem dasselbe in Form von Körperchen von verschiedener Größe den Nucleolus verläßt und das Liningerüst durchsetzt. Der in Hauptzügen von Berndt (1902) beschriebene Prozeß des Anstretens des Chromatins aus dem Nucleolus findet folgendermaßen statt: In den peripheren Vacuolen des letzteren werden kleine rundliche Gebilde sichtbar, die eine blasse centrale Masse und eine stark färbbare äußere Schicht aufweisen. Die Vacuole nähert sich der Oberfläche des Nucleolus, und dann gerät das chromatische Körperchen in das Caryoplasma, indem die Scheidewand zu platzen scheint, die die Vacuole vom Caryoplasma trennte (Fig. 4). Auch kann das Körperchen eine Zeitlang an der Oberfläche des Nucleolus durch ein farbloses Stielchen befestigt bleiben. Man findet manchmal Nucleoli, die von einer großen Zahl von solchen Körperchen bedeckt sind (Fig. 5). Früher oder später lösen sich die letzteren ab und zerfallen in winzige Körnchen, die sich im Kerngerüst verteilen. Die Größe der besprochenen Körperchen kann sehr verschieden sein. Ich konnte aber nicht zwei Sorten von ihnen unter-

scheiden (kleinere basophile und größere acidophile), wie es Léger u. Duboscq (1904) bei *Stylorhynchus* getan haben.

Einen ähnlichen Prozeß der Chromatinverteilung im Kernraume hat R. Hertwig (1898) bei Actinosphaerien, die in voller Assimilation begriffen waren, beobachtet und seine Bedeutung hervorgehoben. „Die feine Verteilung des Chromatins bei stark assimilierenden Tieren ist eine Erscheinung, die vollkommen zu der herrschenden Auffassung von der Funktion des Kerns, speziell des Chromatins paßt. Wenn es richtig ist, daß der Kern auf den Verlauf der Lebensfunktionen des Protoplasmas einen Einfluß ausübt und zwar durch Vermittlung des Chromatins, so muß letzteres in stark funktionierenden Zellen eine Anordnung gewinnen, welche für Entfaltung seiner Eigenschaften die günstigste ist. Eine derartige Anordnung ist wohl sicher in der feinen Verteilung gegeben."

Wahrscheinlich bei erhöhter funktioneller Tätigkeit, wenn das Kerngerüst besonders reich an Chromatinkörnchen ist, zeigt der Nucleolus die folgende Struktur, die am deutlichsten an den mit Flemming'scher Flüssigkeit fixierten und mit Safranin-Lichtgrün gefärbten Schnittpräparaten hervortritt. Der Nucleolus befindet sich in einem Erschöpfungszustande. Bald ist er grob vacuolisiert, wobei doch eine Insel von kompakterer Substanz erhalten bleibt (Fig. 6); bald zeigt er ein achromatisches Stroma, das seiner Struktur und Färbbarkeit nach dem Liningerüst auffallend ähnlich erscheint. In diesem letzteren Falle erscheinen die Reste des Chromatins entweder in Form eines groben Gerüstes, das in dem achromatischen Stroma sich stellenweise ausbreitet (Fig. 7), oder sammeln sich an der Peripherie desselben, sei es als kompakter Ring (Fig. 8), sei es als einzelne Kugeln (Fig. 9).

Ich glaube, daß dieser Zustand des Nucleolus es uns erlaubt, einen richtigen Begriff von seiner feineren Struktur zu gewinnen. Als Grundlage für den Aufbau des Nucleolus scheint ein Liningerüst zu dienen, das von einer Verbindung von Nucleolar- und Chromatinsubstanz durchtränkt und meistens verdeckt ist. Aber sobald diese letzteren Bestandteile gewisse Bezirke des Nucleolus verlassen, tritt an den entsprechenden Stellen die wabige Natur desselben deutlich hervor. Dabei möchte ich darauf hinweisen, daß auch andere Autoren zu ähnlichen Anschauungen über die Natur des Nucleolus an anderen Objekten gekommen sind. So faßt Doflein (1900) die Nucleoli bei *Noctiluca* „nur wie Verdichtungen in dem achromatischen Netzwerk . . . ., innerhalb deren die Chromatinbrocken besonders dicht und dick gelagert sind", auf. Vahlkampf (1904) vermutet, daß

„die achromatische Snbstanz im Kerne von *Basidiobolus lacertae* ein Netz innerhalb der Kernmembran bildet, dessen centrale Alveolen (Caryosom) von Chromatin nnd dessen periphere von Kernsaft ausgefüllt sind“.

Berndt (1902) glanbt, daß das Anstreten des Chromatins ans dem Nucleolns einem gewissen Alter der Gregarinen entspricht. Einen solchen Zusammenhang konnte ich nicht konstatieren. Einerseits habe ich öfters verhältnismäßig kleine solitäre Individnen mit dnrch Abgabe von Chromatin erschöpften Nucleoli gefunden, andererseits finden sich chromatinreiche Nncleoli bei Syzygiten, die in der Encystierung begriffen sind. Es scheint mir deshalb wahrscheinlicher zu sein, daß wir es mit einer periodischen Erscheinnng zu tun haben: wiederholt findet eine Anhänfung des Chromatins in dem Nucleolus nnd dessen nachheriger Übergang in das Caryoplasma bei erhöhter funktioneller Tätigkeit des Tieres statt.

Ein Teil des im Caryoplasma vorhandenen Chromatins kann zweifellos auch bei Vorhandensein der Kernmembran in das Protoplasma übertreten. Meistens läßt sich ein solcher Prozeß ans der Lage der Chromidialbröckchen in der Nähe des Kernes erschließen. Ich möchte außerdem ein Präparat erwähnen, auf dem der Vorgang besonders gut zu beobachten war. Bei einigen *Gregarina steini* war eine ununterbrochene Reihe von Chromatinbröckchen von der Kernoberfläche bis zum Septum nnd von da aus in den Protomerit zn verfolgen. Das Caryoplasma war mit ebensolchen Chromatinelementen gefüllt, deren einige sich der Kernmembran anschmiegten.

Der Nucleolus von *Gregarina steini* scheint die Fähigkeit zu haben, mit dem Protoplasma in unmittelbare Beziehung zu treten. Nicht selten sieht man den Nncleolus ganz an der Peripherie des Kernes liegen nnd eine Lücke in der Kernmembran ausfüllen (Fig. 13). Die nicht weit im Plasma befindlichen Chromatinkörnchen können direkt vom Nucleolns stammen. Eine ähnliche Lage des Nucleolus wurde von Dogiel (1906) für *Cystobia chirodotae* beobachtet. Der Verfasser glaubt aber, daß es sich nur nm einen Anstausch von flüssigen Bestandteilen handele.

In dem Kerne von *Gregarina polymorpha* ist der Nncleolns dadurch bemerkenswert, daß er aus zwei Teilen besteht, nnd zwar aus einem chromatinreichen und einem ganz nnfärbbaren, der dem ersteren in Form einer Kappe anliegt (Fig. 10). Im optischen Schnitte erscheint der farblose Teil als eine Sichel, die schon von Berndt gesehen wnrde. Die achromatische Kappe stellt kein beständiges Gebilde dar; ihr Vorhandensein oder ihre Abwesenheit stehen in

keinem Zusammenhange mit der Größe der Individuen. Das Gebilde scheint eine Verdichtung vom Liningerüst zu sein und sich zeitweise in dasselbe umzuwandeln. Ich konnte wenigstens manchmal sehen, wie die viel kleiner gewordene „Sichel" einen unregelmäßigen, in Ausläufer ausgezogenen äußeren Rand aufweist, der in das Liningerüst übergeht. Zwei verschiedene Teile konnte auch Dogiel (1906) in dem Nucleolus von *Cystobia* unterscheiden.

Bis jetzt habe ich die Kernveränderungen berücksichtigt, die sich im Inneren einer in der äußeren Form beständigen Kernmembran abspielen. Auf einer weiteren Stufe der Kerntätigkeit fängt der Kern an, seine gewöhnliche abgerundete Form zu verändern. Die Kernmembran wird dünner. An der Kernoberfläche bilden sich Fortsätze, so daß der Kern im ganzen einer Amöbe nicht unähnlich sieht (Fig. 15). Der Prozeß spielt sich meistens bei Tieren mit chromatinreichem Kerngerüst ab.

Die Erscheinung der Bildung von pseudopodienartigen Kernausläufern scheint in Tier- und Pflanzenreich eine sehr verbreitete zu sein. Abgesehen von den wenigen Fällen, in denen die merkwürdige Kernform durch mechanische Verhältnisse hervorgerufen zu sein scheint (z. B. bei *Spirogyra* durch den auf die Kernmembran ausgeübten Zug seitens der an derselben haftenden Protoplasmastränge, Meunier 1888) und keine weitere Bedeutung hat, hat sie offenbar die Aufgabe einen regen Stoffanstausch zwischen Kern und Plasma zu ermöglichen, da einerseits die dünner gewordene Kernmembran durchlässiger erscheint, andererseits, wie es schon von Korschelt (1889) hervorgehoben wurde, die Kernoberfläche sich dabei bedeutend vergrößert. Hierher gehören die zahlreichen Beobachtungen an Ei- und Drüsenzellen (Korschelt, 1889; van Bambeke, 1898; bei beiden ausführliche Zusammenstellung der Befunde der früheren Autoren), an *Euglypha* in Vorbereitungsteilungsstadien (Schewiakoff, 1888), an Macrogameten von *Adelea* (Pérez, 1903; Léger, 1904a; Moroff, 1906). Nur einen Schritt weiter in diesem Prozeß stellen die „geflammten" Kerne von den Gregarinen dar, die in anderem Zusammenhange behandelt werden sollen.

Bisweilen scheinen die pseudopodienartigen Ausläufer des Kernes sich abrunden zu können. So sieht man auf der Fig. 16 den Rand des Kernes von rundlichen Höckern besetzt. Die Höcker lösen sich teilweise ab und zerstreuen sich im Plasma als Körperchen, die aus einem mit zerstäubtem Chromatin durchsetzten Stroma bestehen.

Bei den bis jetzt beschriebenen Veränderungen des Kernes hatte derselbe seine morphologische Abgrenzung vom Protoplasma beibe-

halten. Man findet aber Tiere, bei denen der Kern und das umgebende Plasma eine so tiefgreifende Umgestaltung erlitten haben, daß es nicht mehr möglich ist, eine Grenze zwischen beiden zu ziehen. Die Kernmembran ist nicht mehr zu sehen. Im Protoplasma ist teilweise oder ganz die primäre Wabenstruktur verschwunden. Es erscheint als ein schwammartiges Gerüst von gröberen Strängen, die ihrerseits eine ganz feine alveolare Struktur zeigen. Diese Stränge gehen ununterbrochen in das Kerngerüst über (Fig. 17). Das Protoplasma hat, mit anderen Worten, eine dem Caryoplasma ähnliche Struktur angenommen. Das Kerngerüst kann seinerseits sich in Stränge auflösen, die doch die primäre feinwabige Struktur behalten und dabei immer engere Maschen bilden, als die ebenso beschaffenen Plasmastränge, in die sie übergehen (Fig. 18). Je nachdem das Kerngerüst chromatinarm oder -reich gewesen war, sind die oben erwähnten Plasmastränge fast chromatinfrei (Fig. 17) oder mit Chromatinkörnchen reichlich durchsetzt (Fig. 18). Stellenweise kann ein kleiner Rest von der Kernmembran erhalten bleiben (Fig. 18). Auffallenderweise ist eine solche Veränderung von Kern und Protoplasma mit einer fast vollständigen Abwesenheit von Paraglykogen im Entoplasma verbunden. Ich bin geneigt, diese Tatsache so aufzufassen, daß wir entweder eine Periode von erhöhtem Reservestoffverbrauch (Wachstum, Hunger usw.) vor uns haben, oder einen Zustand von beginnender intensiver Paraglykogen-Neubildung, die einer solchen Periode folgt. Jedenfalls scheint hier der Kern in hohem Grade in Anspruch genommen zu sein, was durch diese innige Verbindung zwischen Kern und Plasma zum Ausdruck kommt.

Änliche Befunde wurden schon früher von verschiedenen Autoren gemacht. So, z. B., haben Barfurth (1885) und Lange (1902) in den Speicheldrüsen von Gasteropoden, Marcus (1906) in den Ovocyten von *Ascaris mystax* die zackige Ausbildung des Kernes und den unmittelbaren Übergang des Kerngerüstes ins Plasma beobachtet und mit der erhöhten Tätigkeit (Sekretion, Glykogenbildung) in Zusammenhang gebracht. Siedlecki (1905) hat ebenfalls während der vegetativen Periode von einer Coccidie (*Caryotropha mesnili*) den Schwund der Grenze zwischen dem Kern und dem Protoplasma beobachtet.

Ich halte also den Vorgang für ganz normal; mit dem Eintreten einer Periode von verhältnismäßiger Ruhe in der Funktion der Zelle scheinen der Kern und das Plasma wieder die entsprechende, am Anfange beschriebene Struktur anzunehmen. Als Reste von diesen Zuständen, die also einer erhöhten Funktion der Zelle entsprechen, betrachte ich die feinalveolaren, bald chromatinfreien, bald chromatin-

reichen Stränge, die manchmal das gewöhnliche Entoplasma von scheinbar funktionell ruhenden Zellen in verschiedenen Richtungen dnrchziehen.

Die bisher besprochenen Erscheinnngen habe ich als vegetative Vorgänge anfgefaßt. Sie scheinen im Lanfe des Parasitenlebens sich wiederholt abzuspielen nnd ein Ansdrnck von vorübergehenden funktionellen Zuständen der Zelle zn sein. Jetzt wende ich mich zn einer Reihe von Kernveränderungen, denen ich eine andere Bedentung beimesse.

Die degenerativen Vorgänge.

Ans praktischen Gründen werde ich die von mir in diese Abteilung gebrachten Kernveränderungen in einzelne Gruppen einteilen. Ich will dabei im vorans sagen, daß meine Einteilnng ganz künstlich ist; in Wirklichkeit ist es ganz unmöglich, eine scharfe Grenze zwischen den von mir anfgestellten Kategorien aufrecht zu erhalten.

Die Vorgänge spielen sich fast identisch bei allen drei von mir nntersnchten Arten ab. Um überflüssige Wiederholnngen zu vermeiden, werde ich die Zustände immer für die betreffende Art beschreiben, wo ich sie in möglichst ausgeprägter Weise gefunden habe. Dabei wird eventuell auf die Abweichungen bei den anderen Arten aufmerksam gemacht werden.

I. Die einfachste Reihe von Kerndegenerationen beginnt damit, daß eine Hemisphäre des vorher rnnden Kernes eine Invagination erleidet. Infolgedessen erscheint der Kern im optischen Schnitte halbmondförmig. Die Kernmembran bleibt dabei vollständig erhalten. Der Nucleolus bekommt ungefähr dieselbe änßere Form, wie der ganze Kern und fängt an, sich zn entfärben, indem farblose Flecken in ihm auftreten. Das Volumen des Kernes und des Nucleolns hat sich dabei zweifellos vermindert, da die Verkürzung des Durchmessers in einer Richtung nicht durch eine entsprechende Verlängerung in einer anderen Richtung kompensiert wird (Fig. 19). In weiterem Verlanfe des Prozesses nähern sich die konkave nnd die konvexe Hälfte der Kernmembran immer mehr nnd mehr einander. Der Nucleolus verschwindet spurlos, das Kerngerüst ist bis auf einige farblose Lininstränge reduziert. Die Kernmembran bleibt immer erhalten. Das ganze Gebilde ist chromatinfrei (Fig .20). Doch auch diese letzten Spnren vom Kerne scheinen zu verschwinden, und wir haben eine vollständig kernlose Form, wie sie für *Gregarina steini* anf der Figur 55 dargestellt ist.

Kerne mit eingestülptem Teile der Kernmembran haben schon Berndt (1902) bei *Gregarina cuneata* und Drzewecki (1903) bei *Monocystis porrecta* gesehen. Vielleicht waren es Anfangsstadien des von mir geschilderten Prozesses.

II. In diesem Abschnitt werde ich eine zweite Reihe von degenerativen Kernveränderungen beschreiben, und zwar zuerst für *Gregarina cuneata*, wo diese Kernumgestaltungen ganz besonders charakteristisch zu sein scheinen. Als erstes Zeichen von Kernumwandlungen erscheint eine Veränderung in der Beschaffenheit des Liningerüstes. Nämlich ein Teil desselben verliert die charakteristische feinwabige Struktur und erscheint ganz homogen (Fig. 21). Der Prozeß verbreitet sich, und bald bildet der ganze Kerninhalt eine einheitliche kompakte Masse, in der man noch den scharf abgegrenzten Nucleolus dank seiner Färbbarkeit unterscheidet (Fig. 22). Bald fängt jedoch der Nucleolus an, immer blasser und blasser zu werden. Dabei verliert er seine ursprüngliche scharfe Abgrenzung, indessen wird seine Lage noch eine Zeitlang durch einen farbigen verschwommenen Fleck gekennzeichnet (Fig. 23). Doch auch dieser verschwindet nach einiger Zeit; dann sieht der ganze Inhalt des Kernes wie eine homogene, beinahe farblose Masse aus. Die Kernmembran bleibt während der ersten Stadien des Prozesses unverändert, verschwindet dann aber vollständig im weiteren Verlaufe desselben. Allmählich nimmt der Kern eine alveolare Struktur an, die bald von dem plasmatischen Wabenwerk nicht mehr zu unterscheiden ist (Fig. 24).

In der soeben angeführten Reihe von Kernveränderungen haben wir zum ersten Male mit einem Falle zu tun, wo, im Gegensatz zu dem früher beschriebenen Schwunde des Kernes, kein Verdrängen des Nucleus durch das Plasma, sondern eine allmähliche Umwandlung des ersteren in das letztere stattfindet. Am besten kann man sich an solchen Präparaten davon überzeugen, wo der Kern protoplasmatische Beschaffenheit angenommen hat, aber mit dem Plasma doch noch nicht verschmolzen ist, indem er eine Abgrenzung von diesem aufweist, die bei Schrumpfung durch Anwendung von Reagentien als eine Spalte zu beobachten ist (Fig. 24).

Den beiden besprochenen Kategorien von Kernveränderungen ist die von Anfang an eintretende Hypochromasie der Kerne gemeinsam.

Die in dem Abschnitte II beschriebenen Kerndegenerationen sind in einer Beziehung dem von R. Hertwig (1904) beobachteten Vorgange der Bildung der nucleolaren Riesenkerne bei *Actinosphaerium*

ähnlich. Wie dort bekommt man auch in meinem Falle am Ende des Prozesses im Innern des Kernes anstatt des früheren Kerngerüstes eine homogene Masse, die vielleicht auch nucleolarer Natur ist. Es gibt aber wichtige Unterschiede im Verlaufe der Kernveränderungen in den beiden Fällen. Bei *Actinosphaerium* wird das Kerngerüst durch den riesig anwachsenden Nucleolus verdrängt, bei meinen Gregarinen findet eine Umwandlung des Liningerüstes in eine homogene, von dem Nucleolus morphologisch nicht unterscheidbare Substanz, die mit dem entfärbten Nucleolus zuletzt eine kontinnierliche Masse bildet. Einen genau solchen Vorgang scheint Pianese bei einigen Kernveränderungen in den Carcinomenzellen beobachtet zu haben, wie es aus der Hertwig'schen Wiedergabe (1904) zu erschließen ist. Weitere Unterschiede von den für *Actinosphaerium* festgestellten Tatsachen bestehen in meinem Falle darin, daß die Kerne der Gregarinen keine Volumenzunahme dabei aufweisen und nicht ausgestoßen werden, sondern sich in ein mit dem Plasma identisches Gerüst an Ort und Stelle umwandeln.

Die oben beschriebene Umwandlung des wabigen Liningerüstes in einen homogenen Körper zeigt analoge Vorgänge in schon früher bekannten Erscheinungen. So beschreibt R. Hertwig (1896) bei mit Strychnin behandelten Seeigeleiern in der Reihe von Kernmetamorphosen ein Stadium, wo „die Chromosomen . . . in einem homogenen glasartig aussehenden Körper liegen". Denselben deutet der Verfasser „als das umgewandelte Liningerüst des Kernes". Dabei führt Hertwig als Beispiel von sonst beobachteten Umwandlungen einer differenzierten Lininstruktur in eine homogene Masse die für die Richtungsspindel bei *Ascaris* von Boveri beschriebene Tatsache an, daß „Spindelfasern wiederum untereinander zu homogenem Körper verkleben können".

Eine nicht seltene Variation des von mir zuletzt beschriebenen Prozesses besteht darin, daß die Umwandlung der kompakt gewordenen Lininmasse in ein Plasmagerüst schon beginnt, bevor der Nucleolus seine Färbbarkeit und Abgrenzung eingebüßt hat (Fig. 25). Dieser Fall führt zu der in dem nächsten Abschnitte behandelten Reihe von Kerndegenerationen über.

Als eine Modifikation von prinzipiell denselben Kernmetamorphosen sind die Fälle zu betrachten, wo der Prozeß durch einen Zerfall des Nucleolus eingeleitet wird. Besonders ist die Erscheinung für *Gregarina steini* charakteristisch, aber auch bei den zwei anderen Arten nicht selten zu beobachten. Ich konnte den Vorgang Schritt für Schritt an Serien von Präparaten verfolgen. Der Nucleolus ver-

liert seine runde Form, wird unregelmäßig und zieht sich in verschiedenen Richtungen aus. Bröckchen von wechselnder Größe lösen sich von ihm ab, meistens ganz regellos (Fig. 26), manchmal auch in radiär angeordneten Strömen (Fig. 27), bis schließlich von einem Mutternucleolus keine Rede mehr sein kann, und eine Menge von Chromatinschollen in dem ganzen Kerne mehr oder weniger gleichmäßig verbreitet ist (Fig. 28). Die Schollen zerstäuben sich und verschwinden dann ganz und gar. Es bildet sich ein chromatinloser Kern. Sein Lininwerk wird allmählich homogen und macht alle weiteren oben beschriebenen Umwandlungen durch. Die Figuren 29, 30 und 31 veranschaulichen einige Phasen dieses Prozesses von Nucleoluszerfall bei *Gr. cuneata* (Fig. 29) und *Greg. polymorpha* (Fig. 30, 31).

Der Zerfall eines einheitlichen Nucleolus im Laufe der vegetativen Entwicklung wurde vielfach bei verschiedenen Gregarinen beschrieben und meistens als Ausdruck von zunehmendem Alter der Gregarine betrachtet (s. bei Lühe, 1904, die Zusammenstellung und kritische Besprechung der betreffenden Angaben). Speziell bei *Gregarina steini* wurden zerfallene Nucleoli von Berndt (1902) beobachtet. Der Verfasser macht dabei darauf aufmerksam, daß die Erscheinung sich schon bei kleineren Tieren beobachten läßt, daß größere Tiere dagegen einen gut erhaltenen Nucleolus aufweisen. Ich halte den Vorgang für eine Kerndegeneration aus folgenden Gründen. Bei frisch encystierten Tieren habe ich immer nur einen einheitlichen Nucleolus gefunden. Der Nucleolus verschwindet zwar auch hier im Laufe der Entwicklung der Cyste, aber in ganz anderer Weise, wie ich unten zeigen werde. Andererseits habe ich die mit einem in Zerfall sich befindenden Nucleolus versehenen Tiere fast ausschließlich in Gesellschaft mit solchen gefunden, die eine ausgesprochene Kerndegeneration zeigten.

III. Die im folgenden geschilderten Kernveränderungen sind von den früher angeführten erstens dadurch verschieden, daß die Kerne sehr hartnäckig das Chromatin in sich bewahren, zweitens dadurch, daß der Nucleolus eine Tendenz, möglichst lange seine Individualität aufrecht zu erhalten, zeigt.

In diesem Falle fangen die Kernveränderungen damit an, daß der Nucleolus nicht mehr vacuolisiert, sondern grobfaserig erscheint und sich unregelmäßig färbt (Fig. 32). Dann verliert auch das Lininwerk seine feinwabige Beschaffenheit und stellt eine faserige Masse dar, deren Fasern der Kernoberfläche parallel verlaufen. Meistens beginnt der Kern zu derselben Zeit von einem Pole aus

sich zu vacuolisieren und allmählich sich in ein dem Plasma ähnliches Wabenwerk umzuwandeln. Dabei wird auch der Nucleolus in Mitleidenschaft gezogen (Fig. 33). Die Figur 34 stellt einen weiteren Fortschritt des Vorganges dar. Ungefähr ein Quadrant des optischen Schnittes durch den Kern und den Nucleolus zeigt eine mit dem Protoplasma identische Struktur. Der Rest des Kernes ist durch die persistierende Kernmembran abgegrenzt und stellt ein Wabenwerk mit gröberen und intensiver gefärbten Wabenwänden dar. Dieselben Eigenschaften sind noch bedeutender in dem Überbleibsel des Nucleolus ausgeprägt, infolgedessen sticht der letztere in Form eines gebogenen Streifens von der Umgebung scharf ab. Auf der Figur 35 sieht man noch im Plasma eine Stelle mit etwas verdickten und stärker färbbaren Wabenwänden: es ist der letzte Rest eines auf diese Weise verschwindenden Kernes. Man hätte nie die Bedeutung dieses Gebildes richtig beurteilen können, wenn man nicht die ganze bis zum normalen Kerne hinaufführende Stufenfolge besäße. Es ist klar, daß von den Formen mit den soeben beschriebenen Kernrudimenten bis zu kernlosen Individuen (Fig. 54) nur ein ganz unbedeutender Übergang bleibt.

Der zuletzt angeführte Typus von Kernmetamorphosen scheint besonders reich an Variationen zu sein. Der faserig gewordene Nucleolus kann ganz überraschende Formen annehmen. Als Beispiele sollen die Figuren 36 und 37 dienen. Die erste stellt einen Kern dar, dessen Nucleolus eine dreigeteilte, mit großen Löchern versehene Platte von faseriger Substanz bildet, die zweite — einen Kern mit einem sich der einen Hälfte der Membran anschmiegenden Nucleolus, welcher lange Ausläufer bis zum entgegengesetzten Pole des Kernes ausschickt. Alle solche Kernformen bilden zweifellos den Ausgangspunkt für eine Reihe von Kerndegenerationen, die zur Bildung der kernlosen Tiere führen.

Eine ununterbrochene Reihe von Übergängen führt von degenerierenden Kernen mit einem persistierenden Nucleolus zu solchen, wo dieser von Anfang an nicht mehr zu unterscheiden ist. Besonders oft sind Kerne zu finden, die als rundliche, ein grobes Schwammwerk darstellende und intensiv gefärbte Gebilde erscheinen und von dem sie umgebenden Plasma scharf abgesetzt sind (Fig. 38). Ihre weiteren Veränderungen bestehen darin, daß ihre Struktur und Färbbarkeit immer mehr und mehr denen des Plasmas ähnlich werden, bis wir eine Sachlage, wie die von der Figur 35 bekommen.

Ich will nicht versäumen zu betonen, daß ich bei den in diesem III. Abschnitte beschriebenen Kernumwandlungen, ebenso wie bei

denen des II. Abschnittes niemals die Auflösung des Kernes als solchen, sei es in toto oder nach Zerfall in mehrere Stücke, habe beobachten können. Die Kernsubstanz wird nicht von der Plasmasubstanz verdrängt, sondern die erstere nimmt allmählich die Beschaffenheit der letzteren an. Deshalb sollte man nicht in den angeführten Fällen von „Caryolysis“ oder „Caryorhexis“ nach der Nomenklatur der pathologischen Anatomie sprechen. Als passend betrachte ich dagegen den Ausdruck „Metaplasie“ des Kernes in das Protoplasma, wenn es erlaubt ist, einen für ganze Zellen und Zellkomplexe gewonnenen Begriff für Zellteile anzuwenden.

IV. Die von mir in diesem letzten Abschnitte behandelten Kernveränderungen bieten die interessantesten Bilder, die gleichzeitig am häufigsten bei den beschriebenen drei Arten zu beobachten sind. Es kommt vor, daß man bei Parasiten, welche aus demselben Wirtindividuum stammen, fast keine gewöhnlichen Kerne findet. Die meisten Kerne zeichnen sich durch eine sie umgebende schöne Plasmastrahlung und eine auffallend erhöhte Färbbarkeit des Kerninhaltes aus (Fig. 39 für *Gregarina cuneata*, 46 — *Gr. steini*, 51 — *Gr. polymorpha*). Die Strahlung ist manchmal so zierlich und ausgedehnt, daß sie in dieser Hinsicht den klassischen Archoplasmastrahlungen der Seeigelspindel nicht nachsteht. Man kann sich leicht überzeugen, daß die Strahlungsfigur zustande kommt, indem die senkrecht zur Kernoberfläche angeordneten Wabenwände des Protoplasmas sich verstärken, die parallel zur Kernoberfläche verlaufenden dagegen verschwinden. Die „Strahlen“ scheinen optische Schnitte der zur Kernoberfläche senkrechten Wabenwände zu sein; an dem distalen Ende gehen sie in das gewöhnliche „Plasmareticulum“ über, wie es Wilson (1895) für die Archoplasmastrahlungen der befruchteten Echinodermeneiern dargestellt hat. Der Nucleolus bleibt dabei wohl erhalten und hat nicht nur von seiner Färbbarkeit nichts eingebüßt, sondern er scheint sogar chromatinreicher geworden zu sein. Man kann also im ganzen eine Zunahme des Chromatingehaltes im Kerne konstatieren.

Auf der Oberfläche von solchen strahlenden, hyperchromatischen Kernen scheinen anfangs winzige, dann stärkere Ausläufer sich zu bilden, die wie ein Wald von Protuberanzen in das umgebende Plasma ausstrahlen (Fig. 40). Es sind die „geflammten“ Kerne von Wolters (1891). Der Kern verkleinert sich beträchtlich und wird immer färbbarer; die Ausläufer nehmen eine konische Gestalt an, so daß der Kern im ganzen stechapfelförmig aussieht. An Totalpräparaten sind die Konturen des Nucleolus nicht mehr zu unterscheiden.

Nur einige Exkretkörnchen deuten seine frühere Lage in der Mitte des Kernes an (Fig. 41, 49). Das Zusammenziehen des hyperchromatischen Kernes geht weiter vor sich, die Kerngestalt wird unregelmäßig. An der Stelle des Kernes finden wir einen formlosen Chromatinklumpen, der allmählich in kleinere Bröckchen zerklüftet wird (Fig. 42, 50). Auf diese Weise bekommen wir wieder kernlose Individuen, welche zerstrente Chromatinkörnchen aufweisen oder ganz chromatinfrei erscheinen.

Die Kerne, die auf den ersten Stadien der soeben geschilderten Umwandlungen sich befinden, zeigen eine ausgesprochene Neigung, einen Teil der Kernsubstanz in das Plasma abzugeben. Die sich loslösenden Kernpartikelchen haben entweder die Form von kompakten abgerundeten Chromatinkörnchen (Fig. 39), oder erscheinen mehr als unregelmäßige Körperchen, die als Teile von dem mit Chromatin durchtränkten Lininwerk sich erweisen (Fig. 51). In beiden Fällen gleiten sie von dem Kerne den „Strahlen“ entlang fort. Meistens scheinen sie von wenigen kurzen und plumpen, bisweilen wellig verlaufenden, sekundären „Strahlen“ umgeben zu sein.

Es können aber viel größere Teile des Kernes sich ablösen und sich weit von dem Kerne ins Plasma entfernen. Sie sind immer von einer deutlichen Plasmastrahlung umgeben, die dieselbe Natur wie die Strahlung des Stammkernes zu haben scheint (Fig. 47, 52). Als extreme Fälle sind die hervorzuheben, wo der Kern sich in zwei gleich große Hälften zerschnürt. So, z. B., veranschaulicht die Fig. 48 einen solchen Kern bei *Gregarina steini*; der Mutterkern ist nur noch an den Exkretkörnchen des verschwundenen Nucleolus zu erkennen.

Hier wird es vielleicht am Platz sein, von den chromatischen Gebilden im Protomerit zu sprechen, die von einigen Autoren in verschiedener Form beobachtet wurden (s. Léger et Duboscq, 1902; Léger 1904, 1906). Bei *Gregarina polymorpha* haben dieselben Berndt (1902) und scheinbar auch Brass (1883—84) gesehen. Nach meinen Beobachtungen sind sie in der Regel bei den jungen Cephalonten von *Gr. polymorpha* vorhanden (Textfig. B u. C) und bei Individuen derselben Art, die im Begriff sind, einen Epimerit zu regenerieren (Textfig. D—G). Ihre Form kann außerordentlich wechseln. Bald treten sie als unregelmäßige Klumpen auf (Fig. 11 a), bald sind sie in die Länge ausgezogen und bisquitartig, als ob sie in Teilung begriffen wären (Fig. 11 b). Verhältnismäßig oft sieht man sie als rosenkranzförmige Gebilde, die bogen- oder ringartig gestaltet sind (Fig. 11 d—e). Nicht selten treten sie als Körperchen auf, die von einer kurzen Strahlung umgeben sind (Fig. 11 c).

Bis jetzt haben wir keine Kenntnisse über die Herkunft und den morphologischen Wert dieser chromatischen Gebilde. Die oben beschriebenen Vorgänge scheinen indessen doch eine Erklärung derselben zuznlassen. So sehen wir auf der Figur 53 eine *Gr. polymorpha* mit einem in Regeneration begriffenen Epimerit. An dem Septum sind zwei chromatische Körperchen zu sehen. Das eine von denselben bleibt noch jenseits des Septums und steht durch einen langen Faden mit dem strahlenden Kerne in Verbindnng, das andere erscheint schon im Protomerit. Die beiden sind von einer Art Strahlung nmgeben und von gleicher Beschaffenheit; ebenso stimmen sie mit den soeben von mir beschriebenen, sich von den strahlenden Kernen ablösenden Körperchen überein. Es ist zweifellos, daß das sich im Protomerit befindende Körperchen eine mit diesen gleiche Herkunft hat.

Im Dentomerit scheinen die vom Kerne auf die geschilderte Weise abgelösten Teile, das Chromatin in Form von Körnchen abzugeben und schließlich zu verschwinden. Wenigstens habe ich manchmal solche Körperchen, aber ganz blaß und von einem Hof von Chromatinpartikelchen umgeben, im Plasma liegend gefunden. Im Protomerit von primären oder regenerierten Cephalonten scheinen sie längere Zeit zu bleiben. Da sie sonst im Protomerit meistens fehlen, scheinen sie dort ebenfalls aufgelöst zu werden.

Bei den in den drei ersten Abschnitten beschriebenen Degenerationsumwandlnngen des Kerns findet man im Durchschnitt alle Stufen der Kernveränderungen ungefähr in gleicher Anzahl — von den Anfangsstadien an bis zu den kernlosen Formen. Merkwürdigerweise ist das nicht der Fall bei den zuletzt beschriebenen Kernumwandlungen. Die strahlenden, stark chromatischen Kerne sind auffallend oft zu beobachten. Die Individuen mit stechapfelförmigen und verklumpten Kernen und die kernlosen Tiere bilden dabei immer die ansgesprochene Minderzahl. Ich glaube, diese Tatsache ist damit zu erklären, daß der betreffende Prozeß auf den ersten Stadien meistens wieder rückgängig wird. Die strahlenden Kerne scheinen die Fähigkeit zu haben, sich wieder in einen Rnhezustand zu versetzen. Es wird auch dadurch bewiesen, daß strahlende Körperchen manchmal im Plasma von Tieren mit gewöhnlichem Kerne zn finden sind; der letztere ist wahrscheinlich vor kurzer Zeit strahlend gewesen und hat in diesem Zustande die erwähnten Körperchen abgelöst. Die Wiederherstellung des normalen Zustandes scheint durch die Vermittlung eines amöboiden Stadinms erreicht zu werden. Wenigstens habe ich nicht selten gefunden, daß die amöboiden Kerne,

die oben unter den vegetativen Kernveränderungen schon beschrieben wurden, bei Individuen anzutreffen waren, die mit solchen Individuen zusammen aufgefunden wurden, welche strahlende oder geflammte Kerne besaßen. In solchen Fällen zeigten oft die amöboiden Kerne eine ausgesprochene Hyperchromasie.

Die strahlenden Kerne scheinen eine ganz besonders ausgesprochene Tendenz zu besitzen, sich mit dem Ectoplasma in Verbindung zu setzen. So konnte ich häufig beobachten, daß der strahlende hyperchromatische Kern an dem bekanntlich ectoplasmatischen Septum hing (Fig. 45). Etwas seltener kommen die betreffenden Kerne mit dem Ectoplasma in Berührung, das der Pellicula anliegt. Die Fig. 44 stellt einen solchen hyperchromatischen amöboiden Kern dar. Ähnliche Bilder sind von Drzewecki (1903) gesehen worden, wie z. B. seine Fig. 21 darstellt. Es sei hier noch auf die Befunde von Siedlecki (1905) hingewiesen, der den vorübergehenden Zusammenhang des Kernes mit der Körperperipherie bei einer Coccidie (*Caryotropha mesnili*) im vegetativen Zustande beobachtet hat.

Die strahlenden Kerne können außerdem verschiedenen anderen degenerativen Prozessen unterliegen, die sich meistens in der für den II. Abschnitt charakteristischen Richtung abspielen. So zeigt die Fig. 43 einen im Anfang von Degeneration dieser Art begriffenen Kern mit noch deutlicher Strahlung.

Wir haben gesehen, daß jede von den vier von mir unterschiedenen Reihen von Kernumwandlungen zur Bildung von kernlosen Individuen führt (Fig. 54, 55, 57). Einige von denselben zeigen eine ganz normale äußere Form und Plasmabeschaffenheit. Daneben findet man aber immer eine Anzahl zweifellos im Absterben sich befindender Tiere. Der aufgeblasene Körper, die geschrumpfte Pellicula, das ungewöhnlich stark lichtbrechende, ganz farblose Plasma sind unzweideutige Zeichen davon (Fig. 56). Endlich sind von Zeit zu Zeit ganz leere Pelliculae von Gregarinen zu finden. Es scheint zweifellos zu sein, daß wir hier eine ansehnliche Sterblichkeit von Gregarinen, und zwar in kernlosem Zustande vor uns haben.

Ich habe mir die größte Mühe gegeben, experimentell die Bedingungen zu finden, unter denen die besprochenen Kernumwandlungen zustande kommen. Es ist mir leider nicht gelungen, irgend welche sichere Resultate zu bekommen. Ich habe sowie in der Wärme, als auch in der Kälte die Mehlwürmer kultiviert und Hungerkulturen angesetzt. Aber diese veränderten Existenzbedingungen haben zu keinen wesentlichen Schwankungen des schon unter nor-

malen Verhältnissen sehr hohen Prozentgehaltes an Kerndegenerationen geführt und lassen somit keine positiven Schlüsse nach dieser Richtung zu. Bei hungernden Tieren schwinden, wie es schon von Berndt (1902) konstatiert wurde, die Parasiten im Laufe von einigen Wochen. Der Durst (gut ausgetrocknetes Futter) scheint denselben Einfluß auszuüben. Ich glaube, daß die Parasiten teilweise in encystiertem Zustande aus dem Darme entleert werden, teilweise unter Degenerationserscheinungen aussterben, da ich in solchen Fällen Cysten sowie degenerierende Tiere reichlich gefunden habe.

Einiges Interesse scheinen mir Gesetzmäßigkeiten zu bieten, die ich schon unter gewöhnlichen Bedingungen (Zimmertemperatur und reichliche Fütterung) beobachten konnte. 1. Je mehr Parasiten ein Mehlwurmdarm beherbergte, desto sicherer konnte man sein, Gregarinen mit Kerndegenerationen darin zu finden. Die reichlichste Ausbeute für das Studium der Kerndegenerationen läßt sich aus den Gregarinenpfropfen gewinnen, d. h. aus dichten Ansammlungen von Parasiten, die sich an verschiedenen Stellen des Darmtractus bilden. Umgekehrt, bei ganz spärlicher Gregarinenbevölkerung sind fast immer nur Tiere mit normalen Kernen anwesend. 2. Die Kerndegenerationen treten beinahe nie vereinzelt auf. Man kann gewissermaßen von „Epidemien“ sprechen, da meistens die Mehrzahl von den Individuen aus demselben Darme auf verschiedenen Stadien von beschriebenen Kernumwandlungen sich befinden. Wenn zwei oder drei Arten dabei gleichzeitig sich finden, sind sie oft alle in Kerndegenerationen begriffen. 3. Die reichliche Cystenbildung fällt sehr häufig mit dem Auftreten von Kerndegenerationen bei Tieren aus demselben Darme zusammen.

Die drei soeben angeführten Gesetzmäßigkeiten stellen nichts Ausnahmloses dar, und manche Fälle scheinen mit ihnen in Widerspruch zu stehen. Indessen je zahlreicher meine Beobachtungen waren, desto klarer trat ihre allgemeine Gültigkeit hervor.

Meine Auffassung der von mir beobachteten und in diesem Kapitel beschriebenen Tatsachen ist schon aus dem Kapiteltitel zu ersehen. Ich habe sie für „degenerative Vorgänge“ gehalten. Es wird meine nächste Aufgabe sein, diesen Standpunkt zu prüfen. Haben wir es wirklich mit degenerativen Prozessen zu tun, d. h. mit solchen, die als Ausdruck einer Erschütterung der normalen Lebenstätigkeit der Zelle gelten können und die in letzter Instanz zum Tode derselben führen?

Vor vier Jahren wurde eine Arbeit von Drzewecki (1903) veröffentlicht, die denselben Gegenstand bebandelte, d. b. die Kernumwandlungen bei den Gregarinen im vegetativen Znstande. Als Untersncbungsmaterial dienten dabei drei *Monocystis* ans dem Regenwnrmboden — *magna*, *agilis* nnd *porrecta*. Da diese Arbeit mit meinen oben dargestellten Beobachtungen sehr viele Berührungspunkte hat, werde ich ihre Hanptergebnisse bier knrz wiedergeben.

Anf Grund von seinen Untersuchungen ist der Verfasser zur Annahme gekommen, daß im Laufe des Wachstums der *Monocystis* von *Lumbricus* der Kern wiederholt aufgelöst nnd ein nener Nucleus, ganz nnabhängig von seinem Vorgänger wieder gebildet wird. Inzwischen befindet sich das Tier in einem Zustande, wo nicht nur kein Kern, sondern anch keine Chromatinpartikelcben im Protoplasma zn konstatieren sind. Obgleich Drzewecki Schritt für Schritt den Prozeß an konserviertem Material beobachtet zn baben glaubt, scbeint er doch über seine Bedeutung im Zweifel zu sein. Wenigstens finden wir in seiner Zusammenfassnng den folgenden Passus: „Ist das (d. b. völliger Scbwund des Kernes) eine ecbt patbologische, zum Tode des Tieres führende Erscheinung oder der böchste, selten vorkommende Grad der Reorganisation des Kernes. Mich will das letztere wahrscheinlicher dünken, doch lasse ich es dahingestellt sein, bis weitere Untersnchungen einen sicheren Anlaß zur Entscheidung dieser Frage geben.“

Die Angaben von Drzewecki wurden bis jetzt eher mit Skepsis anfgenommen (Lühe 1904; Goldschmidt 1905 a). Die von mir an Gregarinen des Mehlwurms gemachten Beobachtungen geben mir Veranlassung, micb bezüglicb der von dem erwähnten Verfasser angeführten Tatsachen nnd deren Deutung zu äußern. In einem wichtigen Punkte stimmen unsere Beobachtnngen überein: es kommt auf den verschiedenen Stadien des Wachstums der Gregarine znm allmählichen Schwunde des Kernes und zur Bildung von Individuen ohne Nuclens, bisweilen sogar ohne Chromatinpartikelchen im Plasma. Freilich, der jeweilige Vorgang hat einen ganz verschiedenen Verlauf in den beiden von uns untersnchten Fällen, wie aus dem Vergleich unserer Fignren am besten zn sehen ist; aber die Unterschiede scheinen mir keine prinzipielle Bedentung zu baben nnd auf die Verschiedenheit der Organisation nnd Existenzbedingungen der von nns untersucbten Gregarinen zurückznführen zn sein.

In einem viel schärferen Widerspruch steben nnsere Angaben über das weitere Schicksal der kernlosen Tiere. Nach Drzewecki sollen sich in denselben nene Kerne aus den im Plasma entstehenden

Chromidien bilden; ich glaube den Untergang der kernlosen Individuen feststellen zu können. Dementsprechend stellt das Verschwinden der Kerne für Drzewecki einen normalen vegetativen, sich wiederholenden Vorgang, für mich — einen degenerativen Prozeß dar.

Zugunsten meiner Auffassung scheinen mir folgende Tatsachen zu sprechen. Die von mir oben beschriebenen Erscheinungen verlaufen nie mit der Regelmäßigkeit, die sonst für die normalen Entwicklungsvorgänge charakteristisch ist. Zwar können wir einzelne Stadien von Umwandlungen unterscheiden und sie in ununterbrochenen Reihen verfolgen. Diese sind aber immer nur eine Abstraktion. Einerseits sind diese Reihen nie scharf voneinander abgegrenzt, andererseits können nicht alle Kernmodifikationen, die überhaupt auftreten, in sie eingegliedert werden. Kurz und gut — die in Frage gestellten Erscheinungen zeigen eine Mannigfaltigkeit, die immer für pathologische Vorgänge bezeichnend ist, wo infolge der herabgesetzten Lebenstätigkeit der Zelle auch die Einrichtungen gestört sind, die regulierend auf die Lebensprozesse wirken.

Die regelmäßige Anwesenheit von zweifellos absterbenden Tieren (aufgeblasener Körper, geschrumpfte Pellicula, glashelles Plasma) in Kulturen, wo derartige Kernumwandlungen zu konstatieren sind, scheint auch für meine Deutung der Tatsachen zu sprechen. Dabei befinden sich die absterbenden Tiere entweder in kernlosem Zustande oder auf verschiedenen Stadien des Kernverschwindens.

Ich habe versucht durch eine große Zahl von Messungen eine Abhängigkeit zwischen der Körpergröße der Tiere und den bei ihnen vorhandenen Kernumwandlungen zu finden, aber vergeblich. Zwar sind einige Erscheinungen für kleine Tiere charakteristisch (II. Reihe von Kerngenerationen), gehören aber ebenso gut bei ganz erwachsenen syzygierenden Sporonten nicht zu den Seltenheiten. Daraus schließe ich, daß wir es, wenigstens in dem von mir beobachteten Falle, mit keinen für gewisse Entwicklungsstadien bezeichnenden Kernumwandlungen zu tun haben.

Trotz aller Mühe war ich nicht imstande, einen Prozeß zu finden, den ich als eine Neubildung eines Kernes aus Chromidien im vegetativen Zustande deuten könnte. In Anbetracht der ungeheueren Menge des von mir untersuchten Materials, glaube ich mit gewisser Berechtigung das Vorkommen eines solchen Prozesses leugnen zu dürfen. Es ist zwar immer bedenklich, die für eine Tierart gewonnenen Resultate auch auf andere anzuwenden. Ich glaube indessen, daß die Ergebnisse von Drzewecki über die Kernrekonstruktion bei *Monocystis* zum mindesten zu bezweifeln sind. Ich halte es

für sehr wahrscheinlich, daß die von dem Verfasser zusammengestellten Serien von Dauerpräparaten, die eine Kernneubildung veranschaulichen sollen, in entgegengesetzter Richtung als der Autor angibt, zu kombinieren sind. Dementsprechend würden sie auch einen degenerativen Prozeß darstellen.

Was nun die Ursache der in Frage stehenden degenerativen Erscheinungen betrifft, so ist sie aus den Beobachtungen an den Gregarinen selbst kaum zu erschließen. Die Schwierigkeiten liegen in der Natur des Untersuchungsobjekts. Jede Kultur besteht aus dem Darminhalte eines Mehlwurms. Man kann keine Stichproben untersuchen, ohne das Wirtstier zu töten. Und das weitere Verfolgen der Kultur in einer feuchten Kammer würde keine sicheren Resultate geben, da die Existenzbedingungen für die aus dem Wirt herausgenommenen Parasiten zu unnatürlich sind. Man ist also auf den Vergleich mit analogen Vorgängen bei anderen Protozoen angewiesen, die sich in dieser Beziehung als viel geeignetere Untersuchungsobjekte gezeigt haben und die daher auch Gegenstand von experimentellen Beobachtungen im Leben gewesen sind. In erster Linie sind die grundlegenden Arbeiten von R. Hertwig zu besprechen.

Infolge von Beobachtungen an Infusorien (1899a, 1903) und *Actinosphaerium* (1900, 1904) ist der Verfasser zu der Ansicht gekommen, daß jede Protozoenzelle bei gewissen Bedingungen in einen Zustand gerät, den er mit dem von Calkins (1902) entliehenen Ausdruck „Depression“ bezeichnet. Der Depressionszustand wird charakterisiert physiologisch durch das vorübergehende oder definitive Aufhören der Hauptfunktionen des Tieres (Nahrungsaufnahme, Bewegung, Teilung), morphologisch — durch Veränderungen in der äußeren Körperform und durch eine Reihe von Kernumwandlungen. Als Ursache des Depressionszustandes wird von dem Verfasser eine Störung der für die betreffende Zelle sonst charakteristischen „Kernplasmarelation“ angesehen. Diese Störung ist durch einen übermäßigen Zufluß von Chromatinpartikelchen zum Kern hervorgerufen, die sich im Plasma bei einer gesteigerten und ununterbrochenen Funktion (z. B. überreiche Fütterung) bilden. Darauf folgendes Hungern begünstigt das Auftreten der Depression, indem die Kernplasmarelation durch die Verminderung der Plasmamasse noch vergrößert wird. Durch rechtzeitige Elimination eines Teiles der Kernsubstanz kann die normale Kernplasmarelation wieder erreicht und der Depressionszustand beseitigt werden.

Als Grundpfeiler der angeführten theoretischen Betrachtungen sind folgende Tatsachen anzuführen: die Bildung der Riesen- nnd der hypertrophischen Kerne sowie deren nachheriges Ansstoßen bei Überfütterung von *Actinosphaerium* (1904) und die Hyperchromasie des Macronucleus nnd dessen Zerfall bei nnter ähnlichen Verhältnissen gezüchteten Infusorien (*Paramaecium* 1899 a; *Dileptus* 1903).

Einige von anderen Forschern beobachtete Vorgänge scheinen mit den Anschaunngen von R. Hertwig über das Wesen der Depression im besten Einklang zu stehen. So können als Beispiele von erfolgreicher Regulation der Kernplasmarelation der erneuerte Aufschwung von Lebenstätigkeit bei Malariaparasiten nach der Elimination eines Teiles der Kernsubstanz (Schaudinn 1902 b; Deutung von R. Hertwig 1907) nnd ein ähnlicher Vorgang bei *Trypanoplasma* (Keysselitz 1906) dienen. Als Versnch zu einer solchen Regulation sei die Abgabe von Kernteilen aus dem Macronncleus bei den hnngernden Paramäcien (Kasanzeff 1901) angeführt. Hyperchromasie des Kernes bei in Depression begriffenen Amöben wurde von Prandtl (1907) beobachtet nnd desgleichen bei hypotrichen Infusorien von Woodruff (1906), wie seine Tafelfiguren auf nnzweidentigste Weise schließen lassen.

Fälle von Hyperchromasie des Kernes scheinen auch bei der physiologischen Degeneration der Gewebszellen vorzukommen. Die degenerierenden Epithelzellen der Graaf'schen Follikel bei Kaninchen (Flemming 1885; s. Taf. X, Fig. 4; Taf. XI, Fig. 16), die degenerierenden Samenzellen bei *Salamandra* (Flemming 1887; s. Taf. XXV, Fig. 51 a—c), die scheinbar eine ähnliche Bedeutung habenden „Zwischenkörper“ des *Ascaris*-Hodens (O. Hertwig 1890; s. Taf. II, Fig. 35 a—f) weisen eine ausgesprochene Hypertrophie der Kernsnbstanz auf, wie aus den zitierten Abbildungen zu schließen ist.

Ich glaube, daß meine IV. Reihe von Kerndegenerationen sich sehr gut, nach der Analogie mit den angeführten Tatsachen, als Ausdruck eines Depressionszustandes oder „physiologischer Degeneration“ auffassen läßt. Das Anftreten von einer Hyperchromasie der Kerne, Pyknosis und Zerfall in einigen Fällen und wahrscheinliche Wiederherstellung der Tiere durch Elimination von dem Kerne eines Teiles seiner Substanz in anderen Fällen, scheinen sehr dafür zu sprechen.

Meine drei ersten Reihen von Kerndegenerationen lassen sich viel schwerer vom Standpnnkte der zitierten Theorie ans erklären. Entweder ist bei Beginn des Prozesses keine merkliche Zunahme der Chromatinmasse zu konstatieren (III. Reihe) oder es scheint gleich

zu einer Verminderung der Kerngröße (I. Reihe) oder wenigstens des Chromatingehaltes des Kernes (II. Reihe) zu kommen. Sollen wir in diesem Falle dem Prozesse eine ganz andere Bedeutung zusprechen? Ein solcher Schluß wäre, nach meiner Meinung, ziemlich gezwungen. Ich habe schon gesagt, daß in Wirklichkeit alle Reihen von Kernveränderungen ineinander übergehen können. Sie treten häufig in denselben Kulturen auf und stellen, aller Wahrscheinlichkeit nach, nur verschiedene Modifikationen desselben Vorganges — der physiologischen Degeneration — dar.

Andere Forscher haben auch schon Kerndegenerationen beobachtet, die von keiner Hyperchromasie begleitet waren, und zwar in Fällen, wo ein Depressionszustand der Zelle wahrscheinlich vorhanden war. Eine Hyperchromasie und sogar eine Achromasie der Kerne wurde von R. Hertwig (1904) bei *Actinosphaerium* beobachtet, und zwar in einer Kultur „welche sich lange Zeit über durch ganz besondere Assimilations- und Vermehrungsenergie ausgezeichnet hatte" (S. 343), also vor einem Depressionszustande stehen konnte. Prandtl (1907) hat auch in den, allem Anscheine nach, sich in Depressionszustande befindenden Kulturen von *Amoeba proteus* neben den Tieren mit hyperchromatischen Kernen solche gefunden, die in Degeneration begriffene hypochromatische und achromatische Nuclei hatten. In dieselbe Kategorie von Tatsachen sind die von Pfitzner (1886) zusammengestellten Fälle einzureihen, wo bei der physiologischen Degeneration der Gewebszellen der höheren Tiere eine Chromatinarmut zu konstatieren ist. Die hypochromatischen Kerne in den Carcinomen (Pianese, s. R. Hertwig 1904) sind hier auch zu nennen. Indessen lassen sich derartige Befunde vorläufig noch nicht von R. Hertwig's theoretischem Standpunkte über das Wesen des Depressionszustandes aus erklären. Weitere ausgedehnte experimentelle Untersuchungen an geeigneten Objekten aus verschiedenen Protozoengruppen werden zeigen, ob der Widerspruch nur scheinbar ist. Jedenfalls werden die Beobachtungen an Parasiten nie in dieser Frage entscheidend sein, da ihre Lebensbedingungen zu kompliziert sind und die auch bei ihnen zweifellos vorhandenen Depressionsvorgänge durch schwer kontrollierbare Einflüsse (Reaktion des Wirtorganismus, Autointoxikation durch eigene Stoffwechselprodukte bei reichlicher Infektion usw.) stark modifiziert sein können.

Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich mich noch über die mögliche Bedeutung der strahlenden und „flammenden" Kerne aussprechen. Die Strahlung um einen nicht in Teilung begriffenen

Kern wurde schon vielfach für andere Objekte beschrieben. An unreifen Eiern haben dieselbe Leydig (Gasteropoda, 1876; *Phalangium*, 1888), Korschelt (*Antedon rosacea*, 1889), van Bambeke (*Pholcus phalangioides*, 1898), Lebrun (*Rana temporaria, Bufo vulgaris*, 1901), King (*Bufo lentiginosus*, 1901) gesehen. Von R. Hertwig (1896) und Morgan (1900) wurde eine solche Strahlung an mit Strychnin behandelten Seeigeleiern beobachtet. Prandtl (1906) hat eine ähnliche Erscheinung an den ♀ und ♂ Pronuclei bei dem Infusorium *Didinium nasutum* festgestellt.

Auffallenderweise sind Strahlungen um einen ruhenden Kern meistens in den Fällen zu beobachten, wo die Zelle für eine rege Teilung in der Zukunft bestimmt ist, vorläufig aber, aus noch unbekannten Gründen, für eine längere Zeit die Teilungsfähigkeit eingebüßt zu haben scheint (Eier, Gregarinen). Bei den strychninisierten Seeigeleiern sind wie die ruhenden strahlenden Kerne, so auch typische Spindeln gefunden worden (R. Hertwig, 1896; Morgan 1900; Wassilieff, 1902). Ich selbst habe die Gelegenheit gehabt, an den mit einer schwachen Strychninlösung behandelten Seeigeleiern alle Übergänge von einem „ruhenden" strahlenden Kern zu einer Spindel mit Polarstrahlungen zu verfolgen. Es läßt sich nun fragen, ob überhaupt die Strahlung um einen „ruhenden" Kern sich nicht auf prinzipiell gleiche, aber viel schwächer wirkende Ursachen zurückführen läßt, wie die Spindel mit Polarstrahlungen. Dann wäre vielleicht die erstere als Ausdruck eines mißlungenen Teilungsversuches aufzufassen. Für eine solche Deutung des Vorganges scheint die Neigung der strahlenden Kerne der Gregarinen zu sprechen, sich zu parzellieren und manchmal sogar in zwei gleiche Hälften zu zerschnüren. Von diesem Standpunkte aus wäre die häufig vorkommende Verbindung der strahlenden Kerne mit dem Ectoplasma als Tendenz zu verstehen, sich von dem mit Reservestoffen überladenen Entoplasma loszumachen.

Die „flammenden" Kerne wurden bei nicht encystierten Sporonten von Wolters (*Monocystis* des *Lumbricus, Clepsidrina blattarum*, 1891), Drzewecki (*Monocystis* des *Lumbricus*, 1903), Paehler (*Gregarina ovata*, 1904) gesehen. Ich habe ihren genetischen Zusammenhang mit strahlenden Kernen bei den Mehlwurmgregarinen feststellen können, wie oben dargestellt wurde. Auch sonst sind Fälle bekannt, wo dasselbe Gebilde nicht nur bei verschiedenen, sondern auch bei demselben Tiere bald als strahlend, bald als „flammend" sich wahrnehmen läßt. So sind die im Laufe der Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala* auftretenden Archoplasmasphären von O. Hertwig

(1890) meistens als „flammende", von BRAUER (1893) als strahlende Gebilde auf den Figuren dargestellt.

Es sei hier noch erwähnt, daß WOLTERS den Gedanken ausgesprochen hat, die „geflammten" Kerne seien Spindeln, die von dem gewohnten Typus abweichen.

Die germinativen Vorgänge bei Gregarina cuneata.

Meine Hauptaufgabe bei diesem Teil meiner Untersuchungen war, möglichst vollständig die ersten Kernveränderungen zu verfolgen, die zur Bildung der Gametenkerne aus den zwei Mutterkernen der Syzygiten führen. BERNDT (1902), der den Entwicklungscyclus von derselben Gregarine schon verfolgt hat, stellt die Sache folgendermaßen dar. Der Kern fängt an zu flammen, löst sich in kleine Stückchen auf und wandert nach der Peripherie der Cyste. Der Nucleolus bleibt dabei liegen und zerfällt. Unterwegs entwickeln sich aus den Kernstückchen primitive mitotische Figuren, und dann findet eine Teilung derselben statt. So werden die Kerne der Sporoblasten gebildet. Es träten also im Laufe der Bildung derselben nach einer „multiplen" Teilung mitotische Teilungen auf.

Bei den meisten anderen ausführlich untersuchten Gregarinen wurden von verschiedenen Forschern klare Primärspindeln beobachtet (MRÁZEK bei *Monocystis* aus *Rhynchelmis*, 1899; SIEDLECKI bei *Monocystis ascidiae*, 1899a; CUÉNOT, 1900, PROWAZEK, 1902, BRASIL, 1905 — bei *Monocystis* aus *Lumbricus*; CUÉNOT bei *Diplocystis*, 1900; LÉGER et DUBOSCQ bei *Pterocephalus*, 1903; LÉGER bei *Stylorhynchus*, 1904a; SCHNITZLER bei *Clepsidrina ovata*, 1905; LÉGER bei *Ophryocystis*, 1907). Es schien daher nicht ausgeschlossen zu sein, daß eine einheitliche Mutterspindel bei *Gregarina cuneata* von BERNDT übersehen worden war, was schon PAEHLER (1904) hervorgehoben hat. Meine auf diesen Punkt besonders gerichteten Untersuchungen scheinen die Angaben von BERNDT insofern zu bestätigen, als ich, ebensowenig wie er, eine primäre Spindel finden konnte. Dabei bin ich jedoch zu einer ganz anderen Auffassung des ganzen Vorganges, der Entstehung der Gametenkerne aus den Mutterkernen, gekommen.

Auf die von BERNDT ganz richtig und ausführlich beschriebenen Erscheinungen der Encystierung brauche ich nicht weiter einzugehen. Was die Kerne der in der Cyste vereinigten Individuen anbetrifft, so sehen sie genau wie ruhende Kerne von freien Sporonten aus, wie die Fig. 65 es zeigt. Die Kernmembran ist ganz deutlich, der Nucleolus chromatinreich und mäßig vacuolisiert, das Kerngerüst

mit verhältnismäßig spärlichen, feinen Chromatinkörnchen durchsetzt. Die Kerngröße habe ich dabei in diesen Anfangsstadien beträchtlicher gefunden als bei den Sporonten, was mit den Angaben von Berndt in Widerspruch steht.

Die Metamorphosen des Kernes werden durch die Wanderung desselben zur Peripherie der Cyste eingeleitet. Schon unterwegs ist der Kern tiefgreifenden Umwandlungen unterworfen. Der Nucleolus entfärbt sich allmählich und wird desorganisiert, so daß er als eine farblose durch stark lichtbrechende Stränge durchzogene Vacuole erscheint, in deren Innerem wir einen Haufen der schon oben erwähnten Exkretkörnchen finden. Das Caryoplasma ist entsprechend chromatinreicher geworden; das Chromatin scheint aber in gelöstem oder fein zerstäubtem Zustande zu sein, da keine färbbaren Körnchen wahrnehmbar sind. Die Kernmembran verschwindet, und der Kern wird geflammt. Einen so veränderten, schon dicht unter dem Ectoplasma der Cyste liegenden Kern sehen wir auf der Fig. 66 dargestellt. Sein Volumen hat beträchtlich abgenommen.

Sobald der so veränderte Kern das Ectoplasma erreicht hat, entsteht an der entsprechenden Stelle der Cystenoberfläche eine tiefe trichterförmige Einsenkung. Der Boden derselben wird von dem immer noch flammenden Kerne gebildet, der unterdessen eine innige Beziehung zum Ectoplasma bekommen hat (Fig. 67). Schon auf diesem Stadium kann man sehen, daß die Wabenwände der peripheren Plasmaschichten in der Nähe des Kernes im Verhältnis zu den übrigen verdickt und färbbarer geworden sind. Von dem Nucleolus ist nichts mehr im Kerne zu sehen.

Gerade in dem zuletzt beschriebenen Zustande befinden sich die meisten (wenigstens 70 Proz.) aus dem Darme des Mehlwurms entnommenen Cysten. Es fragt sich, wie konnte Berndt trotzdem dieses so charakteristische Stadium vollständig übersehen? Daran mag der Umstand schuld sein, daß er keine guten, unter dem Deckgläschen bewegbaren Cystentotalpräparate untersucht hat. An Schnitten läßt sich die Sachlage in diesem Falle nur dann gut verstehen, wenn die Schnittfläche der langen Achse der oben beschriebenen Einsenkung parallel verläuft. Dabei ist man natürlich auf einen günstigen Zufall angewiesen, der nur bei einer sehr großen Zahl von auf diese Weise untersuchten Cysten zu erwarten ist. Dagegen ist das entsprechende Bild sehr leicht beim Rollen einer in Nelkenöl beobachteten Cyste auf dem optischen Schnitte zu bekommen.

Die bis jetzt beschriebenen Veränderungen in der Cyste sind nicht am lebenden Objekt zu sehen. Die mit Reservestoffen dicht

gefüllte Cyste erscheint als eine dunkle Kugel, durch einen lichteren Streifen (die Scheidewand) in zwei Hälften geteilt. Ihre Oberfläche zeigt eine charakteristische Zeichnnng, die durch die netzförmige Anordnung der Paraglykogenkörner bedingt ist (Fig. 59).

Im weiteren Verlaufe des Prozesses wird die Einsenkung an der Cystenperipherie immer flacher und breiter; die Trichterform geht in die Schüsselform über. Der Kern breitet sich auch beträchtlich dabei aus. Die Wabenwände der äußeren Schicht des Plasmas gewinnen in der Umgebung des Kernes immer mehr und mehr an Dicke und Färbbarkeit (Fig. 68). In einem kurz darauf folgenden Stadium ist der Kern nicht mehr zu sehen. Man bekommt den Eindruck, als ob er in die periphere Plasmaschicht allmählich aufgenommen wurde, indem er derselben einen besonderen Charakter dabei verleiht. Das auf diese Weise entstandene Stadium ist in hohem Maße interessant. Die Scheidewand ist meistens verschwunden. Keine Spur von einem Kern ist auch bei sorgfältigster Dnrchmusterung von tadellosen Schnittserien zn finden. Dafür hat die ganze periphere Plasmaschicht der Cyste eine eigentümliche Beschaffenheit angenommen. Sie stellt ein Wabenwerk mit sehr massiven Wabenwänden dar, so daß man manchmal den Eindruck gewinnt, als hätte man eine homogene, mit kleinen Alveolen durchsetzte Substanz vor sich. Dieselbe zeigt eine starke Affinität zn den Chromatinfarbstoffen (Borax-Karmin, Hämatoxylin nach Delafield). Doch sind dabei keine Strukturen, sowie keine Chromatinkörnchen zu entdecken. Bei Anwendung der E. H.-Färbungsmethode bekommt man auf den Schnitten entweder einen einheitlichen schwarzen Sanm, oder, bei fortgesetztem Ausziehen gibt dieser den ganzen Farbstoff wieder ab, ohne daß man Spuren von geformtem Chromatin finden könnte. Dabei sei bemerkt, daß der betreffende Saum im letzteren Falle viel schneller entfärbt wird als die Chromatinkörnchen anderer Cysten, welche sich eventnell auf demselben Objektträger befinden. Der chromatische Saum ist zwar wegen seiner Beschaffenheit und Färbbarkeit ziemlich scharf von dem übrigen Protoplasma abgesetzt, steht aber mit ihm in kontinuierlicher Verbindung, indem seine Waben direkt in die des Plasmas übergehen (Fig. 69).

Dieses Stadium läßt sich anch am lebenden Objekt erkennen. Nach einem 20stündigen[1]) Aufenthalt in einer feuchten Kammer

[1]) Die Zeitangaben können keinen Anspruch auf Genanigkeit machen, da das Ausgangsstadium verschieden sein kann und in frischem Znstande meistens nicht genau zu definieren ist. Ferner ist die Entwicklungsgeschwindigkeit sehr von der Temperatur abhängig.

(bei Zimmertemperatur) zeigen die Cysten meistens im optischen Schnitte das Auftreten eines hellen, ringsum verlaufenden Saumes, der von dem dunkleren inneren Teil der Cyste sich abhebt. Er wird immer breiter und erreicht gewöhnlich gegen die 40. Stunde seine maximale Ausdehnung. Bei der Untersuchung dieses Saumes mit stärkeren Vergrößerungen gewinnt man zuerst den Eindruck, daß man die Gametenbildung vor sich habe, da runde Körperchen im Saume ganz deutlich hervorzutreten scheinen. Und man ist ganz erstaunt, die betreffenden Gebilde an gefärbten Präparaten nicht mehr zu finden. Durch wiederholte Beobachtungen läßt sich das Rätsel aufklären. In Wirklichkeit haben wir auf diesem Stadium das oben nach gefärbten Präparaten beschriebene Wabenwerk. Da aber die Wabenwände aus einer sehr stark lichtbrechenden Substanz bestehen, treten mehr die schwächer lichtbrechenden Wabeninhalte hervor, die dunkle rundliche Körperchen vortäuschen. Dieses Stadium ist nach dem Leben auf der Fig. 60 dargestellt. Dabei muß man aber die Helligkeitswerte umgekehrt sich denken, entsprechend einem photographischen Negativbilde, so daß in der Wirklichkeit die Wabenwände des Saumes nicht dunkler, sondern heller als die Wabenlumina erscheinen.

Es fragt sich nun, wie ist das chromatische Gebilde aufzufassen, welches die äußere Schicht des jetzt einheitlichen Cystenkörpers bildet. Es ist kein Zweifel, daß wir es mit einem Chromidialapparat zu tun haben. Die Ähnlichkeit des von mir in der Fig. 69 dargestellten Stadiums mit gewissen Zuständen, wie sie bei Rhizopoden beschrieben worden sind, ist nicht zu verkennen. Zuerst wollen wir uns dem Objekt zuwenden, bei dem der Begriff „Chromidium“ eingeführt wurde. Die auf der Fig. 1 (Taf. XXXVII) der Arcellaarbeit von R. Hertwig (1899b) dargestellte Chromidialmasse wird zwar von dem Verfasser ein „Netz“ genannt, kann jedoch wohl als ein Wabenwerk aufgefaßt werden, dessen Wände im Vergleich mit denen des Plasmagerüstes verdickt und chromatinhaltiger sind. Da in diesem angeführten Falle auch keine Chromatinpartikelchen zu unterscheiden sind, können wir dieses Chromidium bei *Arcella* direkt mit dem der Gregarinencyste vergleichen. Noch mehr Ähnlichkeit scheint die Beschaffenheit des von mir beobachteten Chromidialsaumes mit der Struktur der Chromidialsubstanz von *Difflugia* zu sein, wie es Zuelzer (1904) bei Tieren im Frühling und während der „Conjugation“ in Fig. 1c der Taf. X und 1b, 1c der Taf. XI abbildet.

Ich habe bis jetzt die Kernmetamorphosen in der Cyste so be-

schrieben, wie sie sich in den meisten Fällen abspielen. Viel seltener habe ich die folgende Abänderung des Prozesses gefunden. Anstatt sich als Ganzes nach der Cystenperipherie zu begeben, zerfällt der flammende Kern, nachdem der Nucleolus sich auf die oben beschriebene Weise rückgebildet hat, in viele unregelmäßige Stücke, die ihrerseits sich zerschnüren können, wie auf der Fig. 70 zu sehen ist. Bisweilen konnte ich eine ausgesprochene Hyperchromasie des Stammkernes am Anfange des Prozesses konstatieren. Überhaupt scheint der Vorgang der Kernparzellierung im vegetativen Zustande (s. den IV. Abschnitt des vorigen Kapitels) sehr ähnlich zu sein. Die Kernstücke begeben sich zur Peripherie der Cyste, wo sie als chromatische unregelmäßige Flecke erscheinen (Fig. 71). Dort werden sie aber bald aufgelöst, und es entsteht dasselbe Bild, wie in dem ersten als typisch geschilderten Falle.

Auf jeden Fall bekommen wir einen kernlosen Zustand der Cyste, wo das ganze Chromatin in einem Chromidium verteilt ist. Es fragt sich nun, ob dies ein normaler Zustand ist. Wir haben vor uns einen Organismus, den ich im folgenden „Chromidialcyste" nennen werde, da er morphologisch den „Chromidialtieren" (*Actinosphärien*) von R. Hertwig (1904) vollkommen entspricht, obgleich die Beschaffenheit des Chromidialapparats in beiden Fällen verschieden ist. Wir wissen, daß solche kernlose Actinosphärien schließlich zugrunde gehen. Ferner habe ich selbst im vorigen Kapitel dieser Arbeit gezeigt, daß der kernlose Zustand während der vegetativen Periode bei derselben Art von *Gregarina* häufig vorkommt und die Vorstufe des Todes darstellt. Endlich wurde ein solches Stadium weder bei einer anderen Gregarinenart, trotz zahlreicher zurzeit vorhandener Untersuchungen, noch bei derselben *Gregarina cuneata* von Berndt als Stufe der normalen Entwicklung beobachtet. Alle diese Erwägungen mahnten zur Vorsicht und erforderten den Nachweis, daß es sich bei den „Chromidialcysten" nicht um degenerative Veränderungen handeln könne. Eine solche Möglichkeit hat mir mehr als einmal vorgeschwebt, und ich habe mich bemüht, die Sache möglichst genau zu prüfen.

Wiederholt habe ich das folgende Experiment gemacht. Es wurden etwa zwanzig Cysten, die aus demselben Abschnitte eines Mehlwurmdarmes stammten, in einer feuchten Kammer gezüchtet. Wenn alle Cysten sich gleichmäßig entwickelten und das in Frage kommende Stadium beinahe zur selben Zeit erreicht hatten (was sich leicht am lebenden Objekt beurteilen läßt), wurde etwa die Hälfte von den Cysten herausgenommen und nach Konservierung

und Färbung untersucht. Falls die Beobachtung am Lebenden sich dabei als richtig erwies, also ich „Chromidialcysten“ vor mir hatte, wurden die anderen Tiere weiter kultiviert. Von ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen, haben sie sonst immer ganz normale spätere Stadien gegeben, Sporodukten gebildet und scheinbar gesunde Sporen entleert. Deshalb scheint es mir ausgeschlossen, daß wir in den „Chromidialcysten“ einen pathologischen Zustand haben.

Als erstes Zeichen der weiteren Entwicklung läßt sich ein besonderes Aussehen der Chromidialmasse beobachten. Auf den mit Hämatoxylin nach Delafield behandelten Schnitten erscheint sie nicht mehr wie früher gleichmäßig gefärbt, sondern gewinnt ein fleckiges Aussehen. Bei genauer Untersuchung erweist es sich, daß die Wabenwände den Farbstoff hauptsächlich dicht an den Alveolarflächen speichern. Bald darauf findet man in den dünner gewordenen Wabenwänden Chromatinkörperchen, die meistens wie kleine Bogen aussehen, eine Form, die offenbar durch die Alveolen bedingt ist (Fig. 72). Diese Chromatinbogen scheinen sich in kleinere Körnchen aufzulösen, die dann mehr oder weniger gleichmäßig verbreitet erscheinen (Fig. 73). Die Färbbarkeit des peripheren Wabenwerkes mit Hämatoxylin nach Delafield hat nach dem Ausfallen der Chromatinelemente stark abgenommen, bleibt dabei immer noch etwas größer, als die des Entoplasmas, was auf den Fig. 72 u. 73, die von mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten gezeichnet wurden, nicht wiedergegeben ist.

Die beschriebenen Umwandlungen in der Struktur des Chromidialapparates bei *Gregarina cuneata* sind in den Hauptzügen denen analog, die von Zuelzer (1904) für *Difflugia* geschildert sind. Auch hier nimmt die vacuolisierte, keine feinere Struktur anfweisende Chromidialmasse im Laufe des Sommers den Charakter eines blassen Wabenwerkes an, in dessen Wänden Chromatinkörnchen verteilt sind.

Ich habe schon gesagt, daß die Cystenscheidewand meistens schon während der Bildung des peripheren Chromidialsaumes verschwindet. In einigen Fällen bleibt sie längere Zeit erhalten, und bekommt dann auch den Charakter einer Chromidialmasse, die nachher die Chromatinkörperchen ausscheidet. Auf späteren Stadien habe ich die Scheidewand nie mehr gesehen.

Die oben geschilderten Chromidialkörnchen fangen nun an, sich in Gruppen zu vereinigen, die in kleinen Verdichtungen des plasmatischen Wabenwerks liegen und durch ein farbloses stark lichtbrechendes Gerüst untereinander verbunden sind (Fig. 74). Die

Chromidien haben sich zu Kernen kondensiert. Das dichtere Plasma häuft sich um diese Kerne herum immer mehr und mehr an (Fig. 75). Man sieht dann im Plasmagerüst rundliche Inseln von kompaktem stärker färbbarem Plasma liegen, die mit Kernen versehen sind (Fig. 76). Diese Inseln haben eine ziemlich konstante Größe (gegen 5 μ im Durchmesser) und man könnte sie als zellige Einheiten betrachten, wenn sie mit dem Wabenwerk des umgebenden Plasmas nicht in ununterbrochenem Zusammenhange ständen und sich so als Teile einer noch einheitlichen Masse erwiesen. Ich habe sie zuerst für in Bildung begriffene Gameten gehalten. Da aber das Volumen von den letzteren im Moment der Copulation wenigstens viermal kleiner ist, ist man genötigt, entweder eine Kondensierung des Plasmas oder eine Teilung der zuerst gebildeten Elemente anzunehmen. Es scheint mir das letztere wahrscheinlicher, da ich eine Serie von Bildern beobachten konnte, die in diesem Sinne zu deuten sind (Fig. 77—83). So sieht man auf der Fig. 77 in dem betreffenden Element das Chromatin in zwei parallelen Streifen angeordnet, die zwei Tochterplatten einer primitiven Mitose zu sein scheinen. Die Fig. 78 stellt zwei Tochterelemente dar, die ihre Kerne schon im Ruhestadium haben, aber ihrer Lage und Form nach sich als Abkömmlinge von einem Mutterelement dokumentieren. Die Fig. 79—82 veranschaulichen die direkte Teilung eines Tochterelements in zwei Enkelelemente — die Gameten. Die letzteren liegen eine Zeitlang in der peripheren Schicht des Plasmas, mit dessen Wabengerüst sie im Zusammenhange bleiben (Fig. 95). Dann lösen sie sich ab und geraten in den Raum zwischen dem Cystenkörper (der von diesem Stadium ab dem „Restkörper" der Autoren entspricht) und der Cystenhülle. Jetzt sind es runde, scharf konturierte Körperchen von 3 μ im Durchmesser. In deren Mitte liegen die Kerne, die aus nebeneinander angehäuften Chromatinkörnchen bestehen. Diese sind durch farblose Fäden miteinander verbunden (Fig. 83).

Ich glaube also eine zweimalige zur Bildung von Gameten führende Teilung der zuerst gebildeten Elemente annehmen zu dürfen. Ich spreche mich jedoch darüber mit einer gewissen Reserve aus, da der von mir als Teilungsprozeß aufgefaßte Vorgang nur an sehr wenigen Präparaten beobachtet und nie lückenlos auf demselben Präparate verfolgt wurde, was wohl auf den schnellen Ablauf des Prozesses zurückzuführen ist. Ob die chromatischen Körnchen, die dabei zu sehen sind, als Chromosomen aufzufassen sind, lasse ich dahingestellt und kann daher nicht von typischen Reduktionteilungen sprechen. Sicher scheint nur zu sein, daß die

Zahl dieser Körnchen im Kerne der Gameten geringer als in dem der znerst gebildeten Elemente ist, wie der Vergleich der Fig. 83 nnd 76 zeigt.

Jetzt wollen wir den Gang der Entwicklung der Cyste von *Gregarina cuneata*, wie ich ihn geschildert habe, mit den Angaben von Berndt vergleichen. Es scheint mir, nnsere tatsächlichen Beobachtungen stehen in keinem schroffen Gegensatz und lassen sich ziemlich gut in Einklang bringen. Nur scheint Berndt einige wichtige Stadien übersehen zn haben, die für die allgemeine Auffassung des Prozesses entscheidend sind.

Ich habe bisweilen, ebenso wie Berndt, den Zerfall der Syzygitenkerne noch im Inneren der Cyste beobachtet. Ich betrachte aber diesen Fall als eine seltene Abänderung des typischen von Berndt zweifellos übersehenen Vorganges, wo der Kern sich in toto znr Cystenperipherie begibt und am Boden einer Einsenkung des peripheren Plasmas hängen bleibt. Die Auflösung des Kernes in eine periphere Chromidialmasse wurde von Berndt nicht gesehen, ebenso wie die Entstehung der Kerne aus derselben. Die von ihm gesehenen kleinen Mitosen scheinen mir sich auf einen späteren Vorgang zn beziehen — die Teilnng der aus dem Chromidinm entstandenen Kerne. Jedenfalls ist ihre frühere Entstehung mit dem ganzen Charakter des von mir beobachteten Prozesses unvereinbar.

Die von mir bei *Gregarina cuneata* geschilderte Art der Gametenkernbildnng ist sehr von den Verhältnissen verschieden, die wir bis jetzt bei anderen Gregarinen kennen. Aber bei anderen Protozoengruppen können wir sehr analoge Zustände finden. So bilden sich die Gametenkerne bei vielen Rhizopoden aus einem Chromidinm, wie es schon R. Hertwig (1899 b) für *Arcella* wahrscheinlich gemacht hat, nnd nachher Schaudinn (1903) für *Polystomella, Chlamydophrys, Centropyxis* und *Entamoeba coli*, Goldschmidt (1907) für Mastigamöben beobachtet haben. Andererseits erweist sich die Entwicklung bei anderen Rhizopoden als kernkontinuierlich (*Trichosphaerium*, Schaudinn, 1898; *Pyxidicola*, Doflein, 1907). Die Coccidien können anch als gutes Beispiel dienen, wie die Gametenkernbildung innerhalb einer Protozoengruppe, die sonst einen ziemlich einförmigen Entwicklungscyclus zn haben scheint, stark variieren kann. Bei *Coccidium schubergi* (Schaudinn, 1900) tritt während der Bildung der Microgameten ein deutliches Chromidinm auf, das sich später zu Kernen kondensiert (vgl. Mesnil, 1905); es spielt sich also prinzipiell derselbe Vorgang, wie bei *Gregarina cuneata* ab. Bei *Cyclospora caryolytica* (Schaudinn, 1902 a) nnd *Coccidium lacazei* (Schaudinn, 1900)

sind die Verhältnisse insofern abweichend, als die Teilungsprodukte des Caryosoms als Sammelcentren für die Partikelchen des Chromidiums dienen. Bei anderen Coccidien vollzieht sich dagegen der Übergang der Microgametoblastenkerne zu Kernen der Gameten durch eine ununterbrochene Reihe von Teilungen (*Adelea ovata*, Siedlecki, 1899 b; *Adelea mesnili*, Pérez, 1903; *Adelea zonula*, Moroff, 1906; *Coccidium salamandrae*, Simond, 1897; *Caryotropha mesnili*, Siedlecki, 1902).

Das Stadium mit ausgebildeten Gameten nach dem lebenden Objekt ist auf der Fig. 61 im optischen Querschnitt dargestellt. Der stark lichtbrechende periphere Saum der Fig. 60 ist fast ganz verschwunden. Dabei ist ein Raum zwischen der Oberfläche des Cystenkörpers und der Cystenhülle entstanden, der mit runden Körperchen — den Gameten — ausgefüllt ist. Auffallenderweise konnte ich dabei nie Bewegungen des „Restkörpers" beobachten, die eine Mischung der Gameten verursachen könnten (Berndt, 1902). Freilich, bei fortwährender Beobachtung sieht man, daß die Restkörperoberfläche in einem gewissen Moment unregelmäßig wird, als ob stumpfe Ausläufer darauf gebildet würden, die bis zur Cystenhülle reichen. Erstens ist aber der Vorgang so langsam, daß er die ihm von Berndt zugeschriebene Bedeutung kaum haben könnte, zweitens fängt er erst an, nachdem die Gameten schon copuliert und Zygoten gebildet haben, was an rechtzeitig angefertigten Präparaten zu konstatieren ist. Ich glaube, daß der Prozeß eher mit der Beförderung der Zygoten in die Mitte der Cyste zu tun hat.

Die zwei copulierenden Gameten (Sporoblasten) zeigen keine merkbaren Unterschiede; wir haben also einen Fall von Isogamie vor uns. Die Gameten berühren sich (Fig. 84), verschmelzen mit ihren Plasmakörpern (Fig. 85) und bilden so einen einheitlichen Körper von doppeltem Volumen, der zuerst zwei getrennte Kerne aufweist (Fig. 86). Auch letztere nähern sich, und schließlich kommt es zur Vereinigung. Während ich früher die chromatischen Körnchen mich nicht als Chromosomen anzusprechen getraute, konnte ich jetzt, nach der Vereinigung der Kerne, deutliche hantelförmige Chromosomen in der konstanten Zahl von acht beobachten (Fig. 87).

Die Zygote verlängert sich, und der Kern stellt wieder einen Haufen von dicht aneinander liegenden Chromatinkörnchen dar (Fig. 88). Die erste Teilung des Syncaryons habe ich nicht beobachtet. Jedenfalls scheint die Angabe von Berndt, daß sie in der Querrichtung der Zygote stattfindet, wenig wahrscheinlich zu sein, da alle späteren Bilder damit in Widerspruch stehen. Die beiden Tochterkerne finde

ich zuerst als zwei voluminöse chromatische Massen an den Enden der Zygote liegen (Fig. 89). Später werden sie kompakter (Fig. 90) nnd dann entfernen sie sich etwas von der Peripherie der Zygote, indem sie die Form von eckigen Körpern annehmen, die meistens im optischen Schnitte rhombisch erscheinen (Fig. 91). Durch zweimalige direkte Teilung bekommt man einen achtkernigen Znstand (Fig. 92 und 93). Die Kerne werden sichelförmig nnd liegen zu vier in zwei der Querachse der Zygote parallelen Ebenen (Fig. 94). Zu dieser Zeit ist die Zygote mit den zwei Hüllen versehen nnd zu einer fertigen Spore geworden.

Wenn man gefärbte Qnetschpräparate von den ersten Stadien nach der Bildung der Gametenkerne untersucht, kann man sich leicht überzeugen, daß ein Teil des ans der einheitlichen Chromidialmasse ansgefallenen Chromatins bei der Entstehnng der Kerne unverbraucht geblieben ist und in der Form von unregelmäßigen Körnchen und Schollen an der Peripherie des Cystenkörpers liegt. Sein weiteres Schicksal wollen wir später besprechen.

Die zweikernigen Zygoten liegen meistens der Peripherie des Cystenkörpers an (Fig. 96). In dem vierkernigen Zustande beginnt gewöhnlich die Wanderung der Zygoten in die Mitte des „Restkörpers“. Schnitte dnrch die anf diesem Stadinm sich befindenden Cysten bieten sehr lehrreiche Bilder dar, da dabei das in Form von Körnchen gebliebene Chromatin sich besonders gnt beobachten läßt. So sehen wir anf der Fig. 97 die in Wanderung begriffenen. in radiäre Stränge angeordneten, vierkernigen Zygoten. Im Centrnm der Cyste liegen die schon von der Peripherie hinübergewanderten, zahlreichen Chromatinkörnchen in einer Ansammlung von dichterem Plasma. Anf Schnitten durch andere Stadien, wo sie von dicht zusammengedrängten Zygoten dem Ange des Beobachters leicht verhüllt werden, sind diese Chromatinkörnchen nnr schwer zn erkennen. Anf der Fig. 98 befinden sich die Zygoten dicht aneinander in der Mitte des „Restkörpers“. Manchmal sind sie dabei so znsammengepreßt, daß die Konturen der Zygoten gar nicht zn unterscheiden und nur die Vierkerngruppen zu sehen sind. Bei oberflächlicher Beobachtung ist man geneigt, solche Bilder als eine centrale Ansammlnng von Chromidialkörnchen anfzufassen und lernt nur durch Vergleich mit günstigeren Fällen die richtige Bedeutnng des betreffenden Stadiums kennen.

Die centrale Masse der anfangs, wie gesagt, dicht zusammengedrängten Zygoten fängt allmählich an, sich zu lockern. Dabei nimmt ihre vorher nnregelmäßige Kontur eine bestimmte Konfiguration

an. Es werden von der Peripherie der Zygotenmasse Ausläufer gebildet, die in Form von abgestutzten Kegeln oder Schornsteinen zur Oberfläche des „Restkörpers“ reichen. Zu gleicher Zeit wird die innere Plasmaschicht des „Restkörpers“ engmaschig und bildet eine feste Abgrenzung für den Raum, wo die Zygoten liegen, und den ich im weiteren „Brutraum“ nennen werde. Die Zygoten haben meistens schon das Achtkernstadium erreicht und die zwei Hüllen (Epi- und Endospore) gebildet (Fig. 99). Auffallenderweise sind im Brutraume selbst keine Spuren von Chromatinkörnchen mehr zu konstatieren. Dagegen kann man sich an mit Borax-Karmin gefärbten und stark ausgezogenen Totalpräparaten leicht überzeugen, daß die Brutraumwand stellenweise stark chromatisch ist. Es ist wohl anzunehmen, daß das Chromatin, welches in Form von Körnchen sich im Brutraume befand, in feinverteiltem oder gelöstem Zustande in die Brutraumwand gelangt und hier als Chromidialmasse erscheint. Anfangs sind die chromatischen Flecken regellos in der Brutraumwand verteilt. Später scheint sich das Chromatin immer näher und näher der Restkörperperipherie in den Wänden der schornsteinförmigen Brutraumausläufer zu konzentrieren, was eine Vorbereitung zur Sporoductenbildung darstellt. Die Fig. 100 veranschaulicht den Endabschnitt eines solchen Ausläufers im optischen Längsschnitte. Auf der Cystenoberfläche erscheinen dabei breite chromatische Ringe, die in Wirklichkeit optische Querschnitte durch die Wände der peripheren Enden derselben Ausläufer darstellen (Fig. 101). Auf dem nächsten Stadium sehen wir die etwas verengten Brutraumausläufer von der Peripherie mit einer schüsselförmigen Chromidialmasse gedeckt (Fig. 102 in opt. Längsschnitte; Fig. 103 — Oberflächenbild). Von dem Boden derselben fängt der Sporoduct an, in Form eines doppelwandigen, stark färbbaren Cylinders in das Innere des „Restkörpers“ hineinzuwachsen. Dabei schiebt er die ihm auf dem Weg liegenden Sporen auseinander, indem er selbst eine unregelmäßig geschlängelte Gestalt annimmt (Fig. 104). Die Fig. 105 zeigt einen Sporoduct, der seine definitive Größe erreicht hat und vor der Ausstülpung steht. Er hat die Form eines etwas gebogenen doppelwandigen Trichters, dessen unteres Ende leicht angeschwollen ist. Die innere und äußere Wand sind stark chromatisch und mit zahlreichen Querbälkchen miteinander verbunden. An der Cystenperipherie sind sie in ein einheitliches Gebilde verschmolzen. Das innere Lumen des Sporoductes ist häufig durch eine oder mehrere Scheidewände geteilt. An dem Ansatzrande des Sporoducts ist ein stark färbbares weitmaschiges Gerüst entwickelt. Auf diesem

Stadium ist das Chromatin wieder in Form von Körnchen zu sehen, die in charakteristischer Weise in der Umgebung der Ansatzstelle des Sporoductes angeordnet sind (Flächenbild Fig. 106) und von da aus längs der Brutraumwand eine Strecke weit zu verfolgen sind. Auf der Fig. 107 ist ein gerade in Umstülpung begriffener Sporoduct dargestellt, wo die oben erwähnten Scheidewände nicht mehr zu sehen sind. Einen ausgestülpten Sporoduct veranschaulicht die Fig. 108. Derselbe läßt die zwei Wände der Fig. 105 unterscheiden, deren gegenseitige Lage selbstverständlich umgekehrt ist. Die jetzige innere Wand ist stark chromatisch geblieben, die äußere hat ihre Färbbarkeit beinahe eingebüßt und scheint eine pellicula-artige Konsistenz angenommen zu haben. Die beiden Wände sind durch die austretenden Sporen dicht aneinander gepreßt, und das ganze Rohr beträchtlich erweitert. An seiner Basis ist der Sporoduct angeschwollen und wird nochmals ein wenig breiter an seinem distalen Ende.

Auf allen Stadien der Sporoductenbildung ist eine nicht geringe Menge von Paraglykogenkörnern im Plasma des „Restkörpers“ zu konstatieren.

Wir wollen jetzt etwas zurückkehren und die Erscheinungen schildern, die sich nach der Copulation der Gameten an lebenden Cysten beobachten lassen. Wie schon oben erwähnt wurde, wird die Oberfläche des „Restkörpers“ unregelmäßig, und der Raum zwischen derselben und der Cystenhülle verschwindet allmählich, was auf die Wanderung der Zygoten in das Innere des „Restkörpers“ zurückzuführen ist. Dann wird die Oberfläche des „Restkörpers“ wieder glatt, und die Cyste sieht so aus, wie vor der Bildung des hellen peripheren Saums (Fig. 59), nur ohne den der Scheidewand entsprechenden Streifen. Bald kann man schon die ersten Zeichen der Sporoductenbildung sehen. Auf der Oberfläche des „Restkörpers“ erscheinen sternförmige Flecke, die durch Ansammlungen von kleinen Paraglykogenkörnchen bedingt sind und durch ein Netz von größeren Paraglykogenkörnchen miteinander in Verbindung stehen. In der Mitte von jedem „Sterne“ ist eine Öffnung und in der letzteren, bei tieferer Einstellung, eine Gruppe von Sporen zu sehen (Fig. 62). Das Bild kann schon am Ende des fünften Tages auftreten, und ist während des sechsten noch zu beobachten; nur sind die Sporen meistens nicht mehr zu sehen, weil sie durch den hineinwachsenden Sporoduct verdrängt worden sind. Am siebenten Tag zieht sich der „Restkörper“ von der Cystenhülle teilweise zurück, wobei er an den durch die sternförmigen Flecken bezeichneten Stellen mit ihr in

Verbindung bleibt. Infolgedessen bekommt er eine ziemlich komplizierte Gestalt, wie auf der Fig. 63 dargestellt ist. Meistens während des achten Tages schrumpft die Cystenhülle und verschwindet langsam, indem sie gelöst wird. Der „Restkörper" zieht sich dabei zusammen und rundet sich ab. Bald nachher werden die Sporoducten durch die oben erwähnten Öffnungen in der Mitte der sternförmigen Figuren langsam herausgestülpt und das Ausstreuen der Sporen fängt an (Fig. 64). Bei dem Übergang von dem Stadium der Fig. 62 zu dem der Fig. 64 ist eine beträchtliche Volumenabnahme des „Restkörpers" zu beobachten, wie es die den natürlichen Verhältnissen genau entsprechenden Abbildungen dokumentieren.

Es fragt sich nun, was die Umstülpung des Sporoducten und nachher das Austreten der Sporen durch diese verursacht. Die von Bütschli (1880—89) für *Clepsidrina blattarum* gemachte Vermutung, daß es sich um elastische Kräfte der gespannten Cystenhülle handelt, kann in unserem Falle nicht gelten, da diese kurz vor der Umstülpung verschwindet. Von einem durch die Quellung irgendwelcher sich im Innern des „Restkörpers" befindenden Substanz hervorgerufenen Überdruck kann kaum die Rede sein, da das Volumen des „Restkörpers" sich immer mehr und mehr verkleinert, bis er als ein winziges Klümpchen mit runzeliger Oberfläche erscheint. Vielmehr macht der ganze Prozeß den Eindruck, als ob es sich um eine Kontraktion des „Restkörpers" handelte.

Wir wollen jetzt das Schicksal des Chromatins von dem Beginn der Entwicklung der Cyste bis zum Stadium mit fertigen Sporoducten in aller Kürze rekapitulieren. Der ganze Kern (da der Nucleus im Inneren des Kernes vorher verschwindet) geht in die periphere Chromidialmasse auf. Diese gibt Ursprung sowohl den Kernen der Gameten als auch dem Chromatin, das später eine große Rolle bei der Ausbildung der Sporoducten zu spielen scheint, nachher teilweise im „Restkörper" in Form von Chromidien bleibt und mit diesem zusammen zugrunde geht. Wenn wir die seit der Arbeiten von Goldschmidt (1905a und 1905b) in der Literatur eingebürgerte Nomenklatur — mutatis mutandis — anwenden wollen, ist die einheitliche Chromidialmasse ein Amphichromidium zu nennen, das Chromatin der Gametenkerne — Idiochromatin (Sporetium) und das Chromatin des „Restkörpers" — Trophochromatin (Chromidium s. str.). Ich will doch hier betonen, daß ich diese Benennungen benutze, nur um das verschiedene Schicksal der beiden Chromatinportionen kurz auszudrücken, ohne dabei einen prinzipiellen Unterschied derselben beimessen zu wollen, wie es sonst die

Schaudinn-Goldschmidt'sche Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle tnt.

Die Trennnng der Kernsubstanz in zwei Portionen scheint eine bei den Protozoen wie bei den Metazoen weit verbreitete Erscheinnng zn sein, wie die zitierten Znsammenstellnngen von Goldschmidt in klarer Weise veranschanlichen. Speziell bei den Gregarinen ist sie in allen näher untersnchten Fällen in einer oder anderer Form bekannt. Der entsprechende Vorgang bei *Gregarina cuneata* stellt also nichts Nenes dar. Während aber sonst das somatische Chromatin keine weitere fnnktionelle Bedeutnng zn haben nnd bald zugrunde zu gehen scheint, spielt es in unserem Falle eine wichtige Rolle als chromatische Substanz des „Restkörpers“, der die wichtige nnd komplizierte Anfgabe hat, für die Sporen zu sorgen nnd, in erster Linie, die Sporoducten auszubilden. Ich habe gezeigt, daß gerade bei diesem Vorgange das Chromatin in Tätigkeit zu treten scheint, indem es in Form von Chromidialmasse sich an den Stellen ansammelt, wo die Sporodncten wachsen. Ein Teil des Chromatins scheint dabei als Banmaterial für die Sporoducten zu dienen, da, wie gesagt, diese stark chromatisch erscheinen. Diese Tatsache bleibt nicht ohne Analogie bei anderen Organismen. Es sei hier die Umwandlung der Mitochondrien in die Spiralfäden (Benda 1897) oder in die formbestimmenden Elemente (Koltzoff 1905) bei der Spermienentwicklung erwähnt.

Bis jetzt habe ich immer, der Tradition folgend, von einem „Restkörper“ gesprochen. Dieser Name scheint mir jedoch in einigen Fällen nngerechtfertigt zn sein, da das entsprechende Gebilde nicht fnnktionslos zngrunde geht. Schon Léger (1904) nnd Goldschmidt (1905b) haben mit Recht dasselbe mit dem Metazoensoma verglichen. Ich möchte es noch weiter ausführen und den „Restkörper“ von *Gregarina cuneata* (und von den anderen sporoductenbildenden Gregarinen) mit einem Mntterorganismns vergleichen, der eine auffallende Sorge für seine Nachkommen anfweist. Er befördert die Zygoten von der Peripherie in sein Inneres, wo sie die Möglichkeit haben, geschützt sich weiter zu entwickeln. Er bildet eine Bruthöhle mit einer differenzierten Wand nnd Ausführungsgänge — die Sporoducten. Dnrch diese entleert er die fertigen Sporen. Die Möglichkeit von einer so andauernden und komplizierten Tätigkeit können wir uns nnr so vorstellen, daß wir eine komplete Zelle vor uns haben, deren Chromatin in Form von einem Chromidinm erscheint. Um diese zahlreichen Funktionen vollführen zu können, besitzt sie eine ansgiebige Menge von Reservestoffen (Paraglykogen-

körner) als Energieqnelle. Diese Zelle ist aber doppelter Herkunft, da sie immer durch Verschmelzung von zwei Organismen zustande kommt. Diese Verschmelzung kann vor der Gametenbildung stattfinden, wie es bei *Gregarina cuneata* der Fall ist, oder nachher, wie bei vielen anderen sporoductenbildenden Gregarinen (z. B. *Clespidrina blattarum*, Bütschli 1880—89; *Clepsidrina ovata*, Schnitzler 1905), scheint aber jedenfalls eine Vorbedingung für die weitere Entwicklnng des „Restkörpers" zu sein.

Am Schlusse dieser Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. R. Hertwig, in dessen Institut diese Arbeit anzufertigen mir vergönnt war, für seine mir stets erwiesene höchst liebenswürdige Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch möchte ich diese Gelegenheit wahrnehmen, Herrn Privatdozent Dr. R. Goldschmidt für das rege Interesse an meiner Arbeit und für seine guten Ratschläge verbindlichst zu danken.

Literaturverzeichnis.

1907 Awerinzew, S.: Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserrhizopoden. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

1898 Bambeke, van: Contribntions à l'histoire de la constitntion de l'œuf. Arch. de Biol. T. 15.

1885 Barfurth, D.: Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25.

1897 Benda, C.: Neuere Mitteilnngen über die Histogenese des Säugetierspermatozoen. Verh. physiol. Ges. Berlin.

1902 Berndt, Arth.: Beitrag zur Kenntnis der im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. Arch. f. Protisteuk. Bd. 1.

1905 Brasil, L.: Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. Arch. de Zool. expér. Ser. 4 Vol. 3.

1883—84 Brass, A.: Biologische Studien. II. Die Organisation der tierischen Zelle. Halle.

1893 Brauer, Aug.: Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris meg. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42.

1876 Bütschli, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjngation der Infusorien. Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. Vol. 10.

1880—89 —: Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnnngen des Tierreichs Bd. 1.

1900 Cuénot, L.: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. T. 17.

1900 Doflein, F.: Zell- nnd Protoplasmastndien. I. Heft: Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctilnca und anderen Organismen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 14.

1907 Doflein, F.: Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen. Separatabdr. a. d. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.

1906 Dogiel, V.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. I. Cystobia chirodotae nov. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.

1903 Drzewecki, W.: Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.

1885 Flemming, W.: Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Jahrg. 1885.

1887 —: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.

1905a Goldschmidt, R.: Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

1905b —: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 21.

1907 —: Über die Lebensgeschichte der Mastigamöben. Separatabdr. a. d. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.

1890 Hertwig, O.: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.

1896 Hertwig, R.: Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung. Festschr. C. Gegenbaur Bd. 3.

1898 —: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 9 Abt. 3.

1899a —: Was veranlaßt die Befruchtung bei Protozoen? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 15.

1899b —: Über die Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschr. f. C. v. Kupffer. Jena.

1900 —: Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 16.

1903 —: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ibid. Bd. 18.

1904 —: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Festschrift f. Ernst Haeckel. Jena.

1907 — Über die Ursache des Todes. Vortrag. Allg. Zeitung Nr. 288 u. 289, Beilage.

1901 Kasanzeff, W.: Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Inaug.-Diss. Zürich.

1906 Keysselitz, G.: Generations- und Wirtswechsel von Trypanosoma borelli Laveran et Mesnil. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.

1901 King, H.: The Maturation and fertilisation of the egg of Bufo lentiginosus. Journ. Morph. V. 17.

1905 Koltzoff, N.: Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67.

1889 Korschelt, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 4.

1902 Lange, Arth.: Über den Bau und die Funktion der Speicheldrüsen bei den Gasteropoden. Anat. Hefte Abt. 1 Heft 61 (Bd. 19 Heft 2).

1901 Lebrun, H.: La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Cinquième mémoire. Les cinèses sexuelles des Anoures. La cellule T. 19.

1904a Léger, L.: La réproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.

1904 b LÉGER, L.: Sporozoaires parasites de l'Embria solieri RAMBUR. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
1906 —: Etudes sur Taeniocystis mira LÉGER, Grégarine métamérique. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
1907 —: Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
1902 LÉGER et DUBOSCQ: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasit. T. 6.
1903 — —: La réproduction sexuée chez les Pterocephalus. Arch. d. Zool. expér. Ser. 4 T. 1 N. et R.
1904 — —: Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
1876 LEYDIG, F.: Hautdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 1876.
1888 —: Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 3.
1904 LÜHE, M.: Bau und Entwicklung der Gregarinen. I. Teil. (Zusammenfassende Übersicht.) Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
1906 MARCUS, H.: Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (WERNER). (Ascaris mystax.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
1905 MESNIL, F.: Chromidies et Questions connexes. Bull. de l'Inst. Pasteur T. 3.
1888 MEUNIER, ALPH.: Le Nucléole des Spirogyra. La Cellule T. 3.
1900 MORGAN, TH.: Further Studies on the Action of Salt-Solutions and of other Agents on the Eggs of Arbacia. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 10.
1906 MOROFF, TH.: Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula nov. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
1899 MRÁZEK: Studia o sporozoich. Dělení jaderné a sporulace u Gregarini. Sitz.-Ber. d. k. böhm. Ges.
1904 PAEHLER, F.: Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
1902 PÉNARD, E.: Faune Rhizopodique du Bassin du Léman. Genève.
1903 PÉREZ, CH.: Le Cycle évolutif de l'Adelea mesnili. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
1883 PFITZNER: Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22.
1886 —: Zur pathologischen Anatomie des Zellkernes. Virchow's Arch. Bd. 103.
1906 PRANDTL, H.: Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
1907 —: Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
1902 PROWAZEK, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
1899 SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin.
1900 —: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 13.
1902 a —: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica SCHAUD. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 18.
1902 b —: Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax usw. Ibid. Bd. 19.
1903 —: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Ibid. Bd. 19.

1888 Schewiakoff, W.: Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13.

1875 Schneider, Aimé: Contributions à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. expér. Ser. 1 T. 4.

1904 Schnitzler, H.: Über die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.

1899a Siedlecki, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae R. Lank. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie.

1899b —: Etude cytologique et cycle évolutif de l'Adelea ovata Schn. Ann. Inst. Past. T. 13.

1902 —: Cycle évolutif de la Caryotropha menilii etc. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, Cl. Sc. Math.-Nat.

1905 —: Über die Bedeutung des Caryosoms. Ibid.

1897 Simond, P. L.: L'évolution des Sporozoaires du genre Coccidium. Ann. Inst. Pasteur T. 11.

1884 Strassburger, Ed.: Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.

1904 Vahlkampf, E.: Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax, einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden. Inaug.-Diss. Marburg.

1902 Wassilieff, A.: Über künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. Biol. Centralbl. Bd. 22.

1895 Wilson, E. B.: Archoplasma, Centrosoma and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. Morph. Vol. 11.

1891 Wolters, M.: Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.

1906 Woodruff, L. L.: An experimental Study on the Life-history of hypotrichous Infusoria. Journ. exper. Zool. V. 2.

1904 Zuelzer, M.: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates auf die Tischfläche entworfen. Mikroskop von Zeiss mit Kompensationsocularen 2, 4, 8, 12. u. 18. Homog. Immers. 2 u. 1,5 mm. Tubuslänge 160 mm.

Tafel XIII.

Fig. 1—9. *Gregarina cuneata.* Fig. 1—2; 6—9 Oc. 12, Obj. 2. Fig. 3—5 Oc. 8, Obj. 2.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes E.-H.

Fig. 2. Teil eines Längsschnittes. Verschiedene Arten von Entoplasma. E.-H.

Fig. 3. Kern mit chromatinfreiem Liningerüst. Schn.-Pr. E.-H.

Fig. 4 (Bor.-K.) u. 5 (E.-H.). Austreten der chromatischen Körperchen aus dem Nucleolus. Schn.-Pr.

Fig. 6—9. Chromatinarme Nucleoli (Safr. Lichtgr.).

Fig. 10—11. *Gr. polymorpha.* Oc. 8, Obj. 2.

Fig. 10. Kern in ruhendem Zustande mit der achromatischen Kappe. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 11. Verschiedene Formen von chromatischen Gebilden im Protomerit. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 12—14. *G. steini.* Oc. 8. Obj. 2. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 12. Kern in ruhendem Zustande.

Fig. 13—14. Kerne mit dem Nucleolus an der Peripherie.

Fig. 15—17. *Gr. cuneata.* Oc. 8, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 15. Amöboider Kern.

Fig. 16. Abtrennung von chromatischen Körperchen von der Kernperipherie.

Fig. 17. Das Kerngerüst geht in das Plasmagerüst über.

Fig. 18. Dasselbe bei *Gr. polymorpha.* Links ist ein Teil der Kernmembran erhalten. Oc. 8, Obj. 2. Schn.-Pr., E.-H.

Fig. 19—45. Oc. 8, Obj. 2. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 19—20. *Gr. steini.* I. Reihe degenerativer Kernveränderungen. Zwei Stadien des Kernverschwindens.

Fig. 21—24. *Gr. cuneata.* II. Reihe von degenerativen Kernveränderungen. Homogenisation des Kerninhaltes und dessen nachherige Umwandlung in Plasmagerüst.

Fig. 25. *Gr. cuneata.* Umwandlung eines Teiles des Kerninhaltes in Plasmagerüst bei erhaltenem Nucleolus.

Fig. 26—28. *Gr. steini.* Zerfall des Nucleolus.

Fig. 29. Dasselbe bei *Gr. cuneata.*

Fig. 30—31. Dasselbe bei *Gr. polymorpha.*

Fig. 32—45. *Gr. cuneata.*

Fig. 32—35. III. Reihe von degenerativen Kernveränderungen. Allmähliche Umwandlung des Kerninhaltes in Plasmagerüst.

Fig. 36—37. Eigentümliche Formen des Nucleolus am Anfange desselben Prozesses.

Fig. 38. Degenerierender Kern mit grober Schwammstruktur.

Fig. 39—42. IV. Reihe von degenerativen Kernveränderungen. Strahlender, flammender, stechapfelförmiger und verklumpter Kern.

Fig. 43. Degenerierender Kern mit erhaltener Strahlung.

Fig. 44. Hyperchromatischer amöboider Kern in Verbindung mit dem Ectoplasma.

Fig. 45 Hyperchromatischer strahlender Kern, an dem Septum hängend.

Tafel XIV.

Fig. 46—50. *Gr. steini.* Oh. 8, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 46. Strahlender Kern.

Fig. 47. Abtrennung der strahlenden chromatischen Körperchen von einem strahlenden Kerne.

Fig. 48. Zerschnürung eines strahlenden Kernes in zwei gleich große Hälften.

Fig. 49. Stechapfelförmiger Kern.

Fig. 50. Verklumpter Kern.

Fig. 51—52. *Gr. polymorpha.* Abtrennung kleinerer und größerer Teile von dem strahlenden Kerne. Oc. 8, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 53. *Gr. polymorpha.* Migration der strahlenden chromatischen Körperchen in den Protomerit. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 54. *Gr. cuneata.* Kernloses Individnnm. Oc. 2, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 55. *Gr. steini.* Dasselbe. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 56. *Gr. steini.* Kernloses Individnnm im Absterben, mit anfgeblasenem Körper nnd geschrumpfter Pellicula. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 57. *Gr. polymorpha.* Kernloses Individnnm. Oc. 2, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 58. *Gr. cuneata.* Größere Chromidialbrocken im Plasma. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Tafel XV.

Germinative Vorgänge bei *Gr. cuneata.*

Fig. 59—64. Cysten in lebendigem Znstande. Oc. 8, Obj. 8, bis auf ²/₃ des Durchmessers bei Reprodnktion der Tafel verkleinert.

Fig. 59. Cyste soeben ans dem Mehlwnrmdarme heransgenommen. Oberflächenansicht.

Fig. 60. Cyste mit einem hellen, stark lichtbrechenden Sanme („Chromidialcyste"). Optischer Qnerschnitt.

Fig. 61. Cyste mit gebildeten Sporoblasten. Optischer Qnerschnitt.

Fig. 62—64. Verschiedene Stadien der Sporodnctenbildung. Oberflächenbilder.

Fig. 65—68. Oc. 8, Obj. 2, Schn.-Pr., Bor.-K.

Fig. 65. Kern einer soeben gebildeten Cyste.

Fig. 66. Kern an der Cystenperipherie.

Fig. 67—68. Kern am Boden einer tieferen oder flacheren peripheren Einsenkung.

Fig. 69. „Chromidialcyste". Oc. 4, Obj. 2, Schn.-Pr., Hämat. n. Delaf.

Fig. 70. Parzellierung eines Kernteiles. Oc. 8, Obj. 2, Schn.-Pr., Bor.-K

Fig. 71. Peripherer Schnitt dnrch eine Cyste. Flammende Kernstücke an der Peripherie. Oc. 4, Obj. 2, Bor.-K.

Fig. 72—73. Chromidialsanm einer Cyste mit ansgefallenen Chromatinkörnchen. Schn.-Pr., Oc. 12, Obj. 2, E.-H.

Fig. 74. Gruppierung von Chromidialkörnchen in Kerne. Quetschpr., Oc. 12, Obj. 2.

Fig. 75. Ansammlnngen von Plasma nm die gebildeten Kerne. Qnetschpr., Oc. 18, Obj. 1,5.

Tafel XVI.

Germinative Vorgänge bei *Gr. cuneata.*

Fig. 76—94. Oc. 18, Obj. 1,5. Quetschpr., E.-H.

Fig. 76—82. Bildung der Gameten ans den znerst entstandenen Elementen durch zweifache Teilnng.

Fig. 83—87. Fertige Gameten und deren Copnlation.

Fig. 88—94. Umbildnng der Zygote zn einer fertigen Spore.

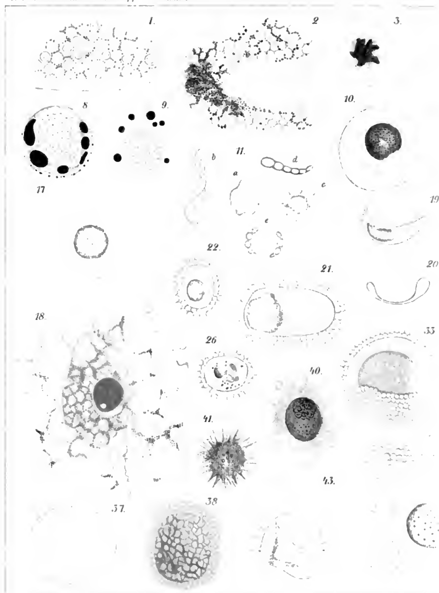
Fig. 95. Sporoblasten vor der Abtrennnng von dem „Restkörper". Oc. 12, Obj. 2, Schn.-Pr., E.-H.

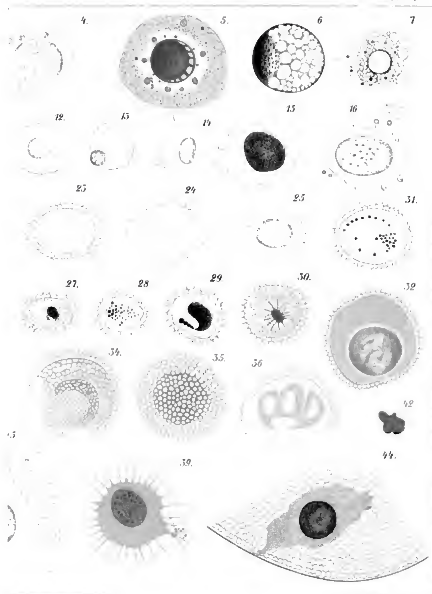
Fig. 96—99. Oc. 4, Obj. 2, Schn.-Pr., Hämatox. n. Delaf.

Fig. 96. Zweikernige Zygoten an der Peripherie des „Restkörpers".

Fig. 97. Migration der Zygoten in das Centrnm des „Restkörpers". In seiner Mitte dichteres Plasma mit Chromatinkörnchen.

Fig. 98. Vierkernige Zygoten im Centrnm des „Restkörpers".


1.
2
3.
8
9.
10.
11.
a
b
c
d
e
17
19
20
21.
22.
18.
26
33
40.
41.
43.
37.
38



…scher in Jena
Lith Anst v E Giltsch Arndt Jena







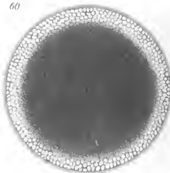




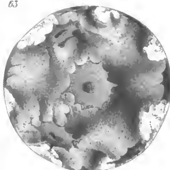


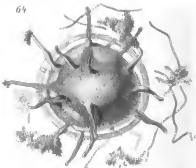


59.


60

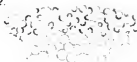

61

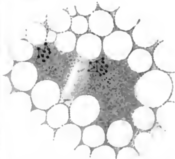

63

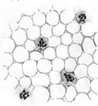

64

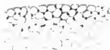

65.

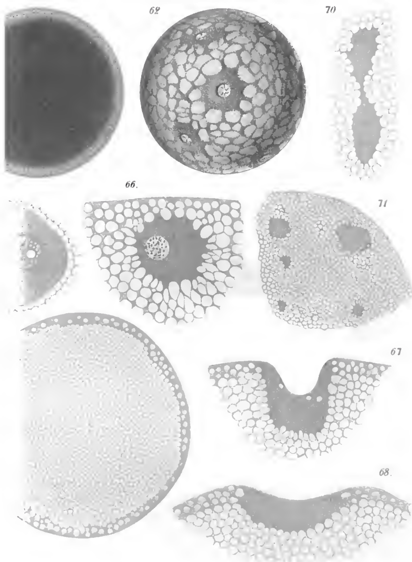
69


72.


75

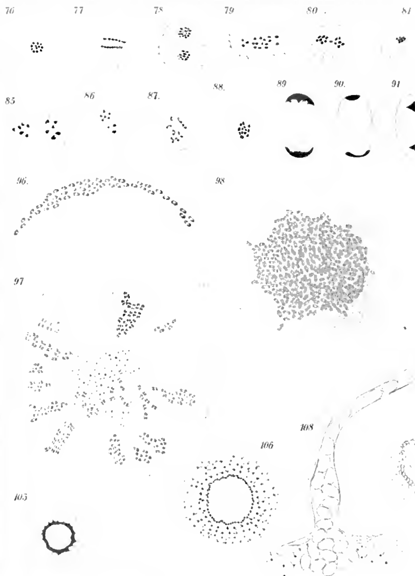

74.


73.



her in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt Jena


76
77
78
79
80
81
85
86
87
88
89
90
91
96
98
97
108
106
105

82 83 84 95

92 93 94

100

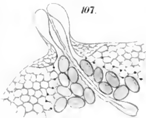
99

102

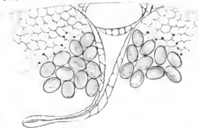
104

101.





105.



Fischer in Jena. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Fig. 99. Achtkernige Zygoten in einer „Bruthöhle" liegend. Anfang der Sporoductenbildung.

Fig. 100—108. Sporoductenbildung. Oc. 8, Obj. 2, Bor.-K., Tot.-Pr. (Fig. 104 Schn.-Pr.).

Fig. 100, 102, 104. Optische Längsschnitte der in Bildung begriffenen Sporoducten.

Fig. 101 u. 103. Oberflächenbilder, den Längsschnittbildern Fig. 100 u. 102 entsprechend.

Fig. 105. Fertiger Sporoduct vor der Umstülpung. Optischer Längsschnitt.

Fig. 106. Entsprechendes Oberflächenbild.

Fig. 107. Sporoduct in Umstülpung begriffen.

Fig. 108. Umgestülpter Sporoduct im Beginn der Sporenentleerung.

Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

Von
F. Doflein.

V. Amöbenstudien.

Erster Teil.

(Hierzu Tafel XVII—XIX und 17 Textfiguren.)

In der nächsten Zeit beabsichtige ich einige Fortsetzungen meiner vor Jahren begonnenen Studien zur Natnrgeschichte der Protozoen zu veröffentlichen; diese nenen Untersuchungen sind bei den Vorbereitungen zur II. Auflage meines Buches über die parasitischen und pathogenen Protozoen entstanden. Ich hatte das Bedürfnis, mir über manche Probleme der neueren Protozoenforschnng durch eigene Untersnchung ein selbständiges Urteil zu verschaffen. Dabei ergab es sich, daß mir auf manchen Gebieten neue Tatsachen entgegentraten, und daß manche meiner Beobachtungen mir eine von derjenigen anderer Forscher abweichende Beurteilung der Befnnde aufdrängten. Da alle diese verschiedenartigen Dinge in einem Lehrbuch nur einen geringen Raum einnehmen dürfen, sollen sie hier ansführlichere Darstellnng finden. Entsprechend ihrer Entstehungsweise werden diese Studien einen verschiedenartigen Charakter tragen; einige werden ausführlicher sein und hauptsächlich auf eigenen nenen Beobachtungen basieren, andere werden kürzer, aphoristischer sein, nnd an der Hand einzelner Beobachtungen meine in dem Lehrbuch vertretenen Anschauungen des näheren darlegen nnd verteidigen.

Diese erste Stndie ist wesentlich auf Beobachtungen begründet, welche ich an einer mittelgroßen freilebenden Amöbe des Süßwassers gemacht habe.

A. Beschreibung der *Amoeba vespertilio* Pen.

Im Herbst 1906 trat in meinen Kulturgefäßen eine schöne Amöbe in großen Mengen auf; dieselbe Art fand sich zur gleichen Zeit in einem Aqnarinm des zoologischen Instituts, dessen Wasser aus einem Moorgraben bei Murnan stammte, während das Wasser meiner Kulturen aus einem Sumpf im oberen Isartal entnommen war. Im Anfang schien mir das Tier zu den wenigen leicht charakterisierbaren Amöbenarten zn gehören, denn die herrschende Psendopodienform war sehr auffallend und immer wiederkehrend. Nachdem ich aber die Amöbe längere Zeit in Kultur gehalten hatte, erkannte ich, daß sie ebenso variabel in der Form ist, wie irgend eine andere Amöbenart; einige der Bedingungen, welche bestimmte Gestaltänderungen herbeiführen, werden wir unten näher kennen lernen.

Die Amöbe zeigt ihre typische Form dann, wenn sie bei der Bewegung sich einer Unterlage anschmiegt, dann erkennt man deutlich den Gegensatz zwischen einem glashellen wenig gekörnelten Ectoplasma und einem an Inhaltsgebilden sehr reichen granulierten Entoplasma. Das Ectoplasma ragt in Form von vielfach verzweigten Pseudopodien von sehr eigenartigen Umrissen hervor. Die Psendopodien sind nämlich meist von schlanken Kurven abgegrenzt nnd enden mit zipfelförmigen Spitzen, so daß der Umriß des ganzen Tieres oft an denjenigen eines Fledermausflügels erinnert. Der größte Teil dieser Psendopodienbildungen ist von hyalinem Ectoplasma eingenommen, nur im innersten Teil erkennt man das bewegliche Entoplasma. Es hat dies seine Ursache darin, daß diese Psendopodien eine sehr geringe Dicke haben, daß sie in Form von ganz feinen Lamellen ausgestreckt werden (vgl. Fig. A, auch Fig. 1 nnd besonders Fig. 3 der Tafel XVII).

Die spitze, zipfelförmige Gestalt der Psendopodien, welche bei der Bewegung gebildet werden, ist jedenfalls für die Art charakteristisch. Aber sogar bei den Bewegungspseudopodien zeigen sich schon Formvariationen. Fig. B zeigt ein Exemplar, bei welchem die Psendopodien nur an einem Ende des Tieres gebildet sind und ziemlich dick nnd entoplasmareich sind; immerhin sind sie immer noch spitz dreieckig.

Bei dem Exemplar der Fig. C, welches ebenfalls in lebhafter Vorwärtsbewegung begriffen war, sind die Psendopodien in einem Büschel langer schmaler Zipfel am vorderen Ende zusammengedrängt. In ihrer Form lassen sie kaum mehr Beziehungen zu den typischen dreieckigen Pseudopodien erkennen.

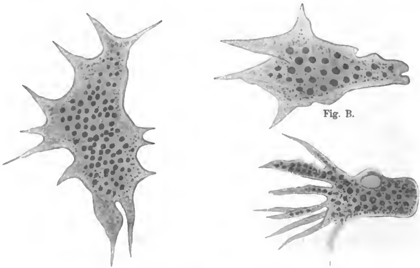


Fig. A. Fig. C.
Fig. A u. B. Typische Bewegungsformen von *Amoeba vespertilio*.
Fig. C. Zipfelform derselben Amöbe.

Schon die drei bisher beschriebenen Formen, welche nnsere Amöbe annehmen kann, wären früher als drei differente Amöbenarten bezeichnet worden. So sehr weichen sie nicht nur im äußeren Umriß, sondern anch im gegenseitigen Verhalten von Ecto- nnd Entoplasma voneinander ab. Während das Stadinm der Fig. A ein breites klares Ectoplasma entwickelt hat, wobei die Pseudopodien fast ausschließlich aus solchem gebildet sind, finden wir in dem Stadium der Fig. C nnr einen ganz minimalen ectoplasmatischen Sanm; die Psendopodien führen bis in ihre Spitzen hinein eine zentrale Masse von leichtflüssigem Entoplasma. Fig. B nimmt anch in dieser Beziehnng eine mittlere Stellung ein.

Hätte ich die verschiedenen Formen nicht während der 8 Monate, während deren ich das Tier bisher in Kultur habe, immer wieder

auftreten sehen, und hunderte Male beobachtet, so würde auch ich nicht geglaubt haben, immer dieselbe Art vor mir zu haben. Und noch mehr gilt das für die Formen, welche ich jetzt beschreiben werde.

Schon Fig. C repräsentiert eine Form, welche die von mir untersuchte Amöbe bei gutem Ernährungszustand in sauerstoffreichem Wasser häufig annimmt. Unter den gleichen Bedingungen sieht man aber auch oft die meisten Individuen einer Kultur in der Form der *Amoeba radiosa* eine sehr charakteristische Ruhestellung einnehmen. Und zwar geschieht dies besonders dann, wenn man das Wasser des Kulturgefäßes durch leises Schaukeln in Bewegung versetzt hat. Dann erscheint der ganze Boden der Kulturschale wie mit hunderten von kleinen Sternchen bedeckt. Diese sternförmigen Amöben können nach zwei verschiedenen Typen gebaut sein. Der erste wird durch die Figuren D und E, der zweite durch Fig. F, G und H repräsentiert.

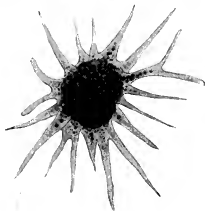


Fig. D.



Fig. E.

Fig. D u. E. *Amoeba vespertilio* in der starren Radiosaform. Formen mit hyalinen, ectoplasmatischen Pseudopodien.

Im ersteren Fall ist fast das ganze Entoplasma des Tieres zu einer kugeligen Centralmasse zusammengezogen, von welcher nach allen Seiten spitze ectoplasmatische Pseudopodien in großer Zahl (oft 40—60) ausstrahlen. Manchmal sind sie kurz, spitz-dreieckig und sehr hyalin (Fig. E), in anderen Fällen sind sie sehr lang, dann oft gegabelt, auch kann man dann vielfach einen gewissen Anteil

des Entoplasmas an ihrem Aufbau nachweisen (Fig. D). Stets zeigen sie jedoch eine gewisse Starrheit, die Tiere können gerollt und geschüttelt werden, ohne daß sie die Pseudopodien einziehen; auch können sie ohne Schwierigkeit konserviert werden mit voller Erhaltung der schönen Sternformen. Hervorzuheben ist, daß die Tiere in dieser Stellung sich nicht bewegen, an keiner Unterlage haften, sondern vielmehr heliozoenartig im Wasser schweben. Sie nehmen auch in diesem Zustand keine Nahrung auf.

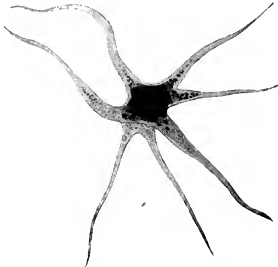


Fig. F. Bewegliche Radiosaform von *Amoeba vespertilio.*

Etwas beweglicher sind die Amöben in den Zuständen, welche in den Figuren F, G und H abgebildet sind. Bei ihnen ist auch manchmal das Entoplasma in einem centralen Klumpen zusammengeballt; doch ist das nicht immer der Fall; stets beteiligt es sich auch am Aufbau der Pseudopodien.

Hervorzuheben ist, daß auch diese Zustände unserer Amöbe jene eigentümliche Starrheit zeigen, von der ich soeben sprach. Diese Starrheit ist natürlich keine absolute, aber es bedarf ziemlich kräftiger Reize, um die Tiere zur Bildung breiter Pseudopodien zu veranlassen.

Es liegt nahe, an einen Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffreichtum des Wassers und dieser *Radiosa*-Form der Amöbe zu denken.

Denn es ist ja diejenige Form des Tiers, bei welcher eine maximale Oberflächenentwicklung erreicht wird, welche für die Aufnahme des Sauerstoffs aus dem umgebenden Medium von Vorteil sein muß. Wahrscheinlicher als ein solcher teleologischer Zusammenhang scheint

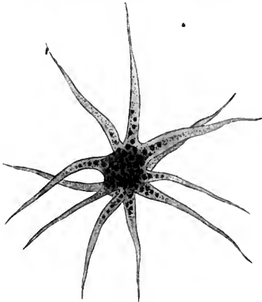




Fig. G. Fig. H.

Fig. G u. H. Bewegliche Radiosaform von *Amoeba vespertilio.* Typus mit flüssigeren, entoplasmahaltigen Pseudopodien.

mir ein Einfluß der chemischen Zusammensetzung des Mediums auf die Oberflächenspannung, wie wir ihn nachher im experimentellen Teil zu besprechen haben werden.

Dort werden wir auch noch einige andere Zustände der Amöbe zu erwähnen haben, welche man bei längerer Beobachtung in den Kulturen ebenfalls gelegentlich unter normalen Verhältnissen antrifft. So die abgestumpften, pseudopodienarmen Gestalten der Fig. L, M und N. Sie sind besonders an sehr großen Individuen zu finden, welche träge Bewegungen ausführen und ein relativ dickflüssiges Plasma aufweisen.

Aus diesen Zuständen kann die Amöbe in die Formen mit langen dünnen oder mit breiten eckigen Fortsätzen unter eruptiver

Pseudopodienbildung übergehen (Fig. J). Dabei entstehen oft stumpfe, lappige Pseudopodien, ähnlich denjenigen der *Amoeba proteus* (Rös.). Gar nicht selten bilden die Amöben auch flache Scheiben, von welchen nach allen Seiten spitze dünne Pseudopodien entspringen. Indem hier zwischen den einzelnen Pseudopodien ein Zwischenraum bleibt (s. Fig. K), entsteht eine Amöbenform, welche viel mehr an *A. polypodia* als an *A. radiosa* erinnert.

Und schließlich kann die Amöbe auch noch beim Einschließen von Nahrungskörpern z. B. Algen, Würmern, Rotatorien die abenteuerlichsten Gestalten annehmen.

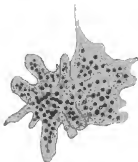


Fig. J. *Amoeba vespertilio*, gewöhnliche Form, plötzlich ein Büschel lappiger Pseudopodien hervorschießend.



Fig. K. *Amoeba vespertilio* in der Polypodiaform.

Es hat also diese Amöbe viel weniger eine typische Form als z. B. *Amoeba proteus*, welche wohl unter den einkernigen Amöben die bestdefinierte Art ist. Ja, wir sehen bei längerer Kultur sie Formen annehmen, welche sie zahlreichen der früher von verschiedenen Autoren beschriebenen Amöben sehr ähnlich erscheinen läßt. So gemahnen Zustände, wie die der Fig. E sehr an *Amoeba verrucosa*, Fig. F u. G an *Amoeba radiosa*, Fig. K an *Amoeba polypodia*, und ich habe auch Exemplare gesehen, welche *A. limax* nnd *A. guttula* sehr ähnlich waren.

Auch das Aussehen des Plasmas und das Verhältnis von Ecto- und Entoplasma zueinander läßt sich nicht zur Charakterisierung heranziehen; denn wie wir noch des weiteren im experimentellen Teil sehen werden, wechselt es sehr nach den Existenzbedingungen. Im allgemeinen sehen wir das Entoplasma stets viele stark licht-

brechende Granula von geringer Größe enthalten. Manchmal nimmt der Reichtum an größeren Granulationen in einer auffallenden Weise zu. Das Aussehen des Entoplasmas ist daher ein sehr wechselndes.

Somit stehen wir hier in einem ganz extremen Fall all den Schwierigkeiten gegenüber, welche sich dem Forscher bei der Identifizierung von Amöbenarten in den Weg stellen. Wie schon viele frühere Amöbenuntersucher hervorgehoben haben, dürften viele der früher unter den Namen *A. limax, guttula, polypodia, radiosa, verrucosa* usw. in der Literatur immer wieder erwähnten Arten nur Zustände irgend einer nicht genauer festzustellenden amöboiden Protozoenform gewesen sein. Gelegentlich beobachtete einzelne Individuen sind nicht bestimmbar. Nur durch länger dauernde Züchtung läßt sich bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens für die meisten kleineren Amöbenarten ein Erscheinungenkomplex feststellen, der zu einer ganz sicheren Identifizierung der Art führen kann. Und wie Schaudinn und ich schon hervorgehoben haben, werden wahrscheinlich manche bisher als Amöben beschriebene amöboide Organismen sich als Zustände anderer Protisten herausstellen und ganz aus der Ordnung der Amöbinen ausgeschaltet werden.

Immerhin nehme ich auf Grund meiner eigenen Erfahrungen als wahrscheinlich an, daß eine größere Anzahl von Arten sich als echte Amöben werden definieren lassen. Dazu bedarf es aber noch intensiven Studiums und es wird notwendig sein, mit großer Vorsicht zu Werke zu gehen, um nicht die Ursachen von Verwechslungen zu vermehren. Daher erscheint es mir wünschenswert, die in der älteren Literatur immer wiederkehrenden Namen *Amoeba limax, A. polypodia* und *A. radiosa* möglichst zu vermeiden, wenn es sich um die Bezeichnung von Spezies handelt; dagegen kann man diese eingebürgerten Bezeichnungen sehr gut für die Beschreibung gewisser Zustände, wie sie bei den meisten Amöbenarten vorkommen, verwenden und von der Radiosaform oder Limaxform einer Amöbe sprechen, wie man von dem Pilidium oder der Zoëa spricht. Durch diesen Vergleich will ich natürlich nicht andeuten, daß ich diese Zustände für Entwicklungsstadien halte, vielmehr dürfte es sich in den meisten Fällen um physiologisch bedingte Formen handeln.

Es empfiehlt sich also, für die in ihrem ganzen Entwicklungscyklus erkannten und dadurch genau definierbaren Amöbenarten ganz neue Namen zu wählen, wenn nicht zufällig die Zurückführung auf einen früher gegebenen Namen mit großer Sicherheit vorgenommen werden kann, wie bei *Amoeba proteus, Pelomyxa palustris* und gewissen

parasitischen Amöben. Nur so werden sich zahllose Verwechslungen und Unklarheiten vermeiden lassen.

In dem Fall der von mir studierten Amöbe ist die Entscheidung eine relativ einfache, indem sich die Form mit einer gewissen Sicherheit, wenn auch nicht ganz ohne Willkür auf eine von Penard (01) unter dem Namen *Amoeba vespertilio* beschriebene Art beziehen läßt. Ich vermeide es gern, die Art mit einem ganz neuen Namen zu belegen, da die *A. vespertilio* (Penard) in der Literatur seit ihrer ersten Beschreibung noch keine Rolle gespielt hat und daher auch ein Irrtum in der Identifizierung durch mich keine weittragenden Folgen haben könnte.

Penard (01) beschreibt seine *A. vespertilio* folgendermaßen: „Sie ist außerordentlich wechselnd, aber wie sie auch aussehen mag, mit Ausnahme von vorübergehenden Zuständen, sind die Pseudopodien immer konisch und eckig; ihr Ende ist im allgemeinen scharf zulaufend; manchmal kann sich die Spitze für einen Moment abrunden.“ Am häufigsten findet man sie nach diesem Autor in einer Gestalt, welche an einen Entenfuß oder Fledermausflügel erinnert (vgl. meine Abbildung Taf. XVII Fig. 3). Auch er beschreibt Individuen, welche sternförmig gestaltet waren und hebt hervor, daß sie in diesem Zustand nicht von der *Amoeba radiosa* zu unterscheiden sind. Er bemerkt ferner, daß der vieleckige Zustand der häufigere, der strahlige der seltenere ist. Von Plasmaeinschlüssen erwähnt er sehr feine grünliche Körnchen und größere Exkretionskörner.

Den Kern beschreibt er als sphärisch mit großem, kompaktem, und ganz feinpunktiertem „Nucleolus“. In einem Exemplar fand er eines Tages zwei Kerne. Schließlich erwähnt er eine contractile Vacuole, an ihrer Stelle oft zwei bis drei, von denen eine die größte ist, und im Plasma viele kleinere Vacuolen.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, daß alle auffallenden Merkmale den von Penard und von mir beobachteten Amöben gemeinsam sind. Ich entnehme daraus die Berechtigung, meine Amöbe mit dem Namen *A. vespertilio* zu bezeichnen. Ich halte ebenfalls eine weitergehende Erörterung, ob die vorliegende Amöbe etwa mit der von Mereschkowsky (1881) beschriebenen *A. angulata* oder mit der von Parona (1884) beschriebenen *A. digitata* übereinstimmt, wegen der zu kurzen Beschreibungen dieser Autoren für zwecklos. Ebenso scheint es mir nicht möglich, das Tier mit der *Amoeba spumosa* von Gruber in sicheren Zusammenhang zu bringen. Wenn man also überhaupt einen der schon existierenden Namen für die Amöbe in Anwendung bringen wollte, so war sicher *A. vespertilio* der richtigste.

Ich hoffe, daß die von mir zu gehende Darstellnng ihrer Eigentümlichkeiten es ermöglichen wird, von jetzt an die Form mit Sicherheit zu identifizieren.[1])

Ich füge den oben gegebenen Daten über *A. vespertilio* noch folgendes bei:

Die Größe der einzelnen Individuen war sehr wechselnd, während die gewöhnlichen in Bewegung befindlichen Zustände einen Längsdurchmesser von 220—250 μ und einen Breitendurchmesser von 40—60 μ erreichen konnten, war der Durchmesser eines sternförmigen Individnums mit knrzen Pseudopodien (Fig. D und E) meist ungefähr 60—80 μ, derjenige eines solchen mit langen Pseudopodien (Fig. F nnd G) in der Regel nngefähr 80—150 μ. Der Durchmesser des Kerns betrug im Mittel 10—15 μ, derjenige des Binnenkörpers 7—10 μ.

Die Plasmastruktnr ist je nach den physiologischen Zuständen des Tieres sehr wechselnd. Insbesondere gilt dies für die gröbere Strnktur. Die beweglichen Individuen, welche eifrig fressen, haben ein von zahlreichen Vacuolen durchsetztes Entoplasma, welches sehr beweglich nnd vom Ectoplasma deutlich abgesetzt ist. Die sternförmigen Individnen und diejenigen, welche nach der Infektion mit Zoochlorellen nicht mehr regelmäßig größere Objekte fraßen, hatten das Entoplasma von einer großen Anzahl kleiner Vacuolen durchsetzt, deren Größe nur ca. 4—8 μ erreichte, etwa der doppelte Durchmesser der Zoochlorellenzellen. Ihr Inhalt nnterschied sich in seinem Lichtbrechnngsvermögen sowohl vom Plasma, als auch von dem Inhalt der contractilen Vacnole, als auch vom umgebenden Wasser sehr erheblich. Es war eine milchig trübe Masse, in den meisten Fällen allerdings noch dnrchsichtig, in anderen nur mehr durchscheinend.

Wohl davon zu unterscheiden sind die viel kleineren Alveolen der feineren Protoplasmastruktnr, welche an den flach ausgestreckten Pseudopodien der beweglichen Individnen besonders deutlich im Leben nachweisbar sind. Die jungen Individnen der *Amoeba vespertilio* sind übrigens geradezu ein Musterobjekt für die Beobachtung der Schaumstruktnr des Protoplasmas am lebenden Objekt (s. Fig. L).

Wie schon Nereshеimer (1905) für die von ihm beschriebene *Amoeba dofleini* hervorgehoben hat, so ist auch bei *A. vespertilio* das Aussehen des Plasmas bei den jungen Tieren von demjenigen der

[1]) Zusatz bei der Korrektur. Im V. Band dieser Zeitschrift (1905) hat H. Schouteden die *A. angulata* von Mereschkowsky besser zu charakterisieren gesucht. Seine Darlegungen scheinen mir auch dafür zu sprechen, daß die von mir studierte Amöbe nicht mit *A. angulata* Mer. identisch ist.

alten Tiere abweichend. Es ist bei den kleinen aus einer multiplen Teilung frisch hervorgegangenen Tieren sehr stark lichtbrechend, zähflüssig und erfüllt von zahlreichen, sehr kleinen, stark lichtbrechenden Körnchen. Die Tiere sind sehr langsam in ihren Bewegungen und zeigen, wie in Fig. O veranschaulicht, eine vollkommen klare, ganz gesetzmäßige Anordnung der Alveolen.

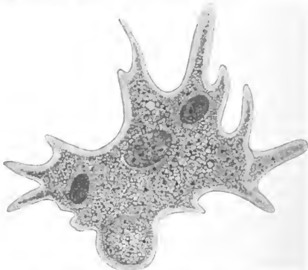


Fig. L. Jnnges Individunm von *Amoeba vespertilio* mit deutlicher, am lebenden Tier leicht wahrnembarer Schaumstruktur.

Die erwachsenen Individnen haben in ihrem Entoplasma eine Unmasse sehr feiner, sehr stark lichtbrechender Körnchen, welche mit dem flüssigsten Teil des Entoplasmas oft weit in den Achsen dünner Pseudopodien peripheriewärts wandern. Diese Körnchen sind sehr charakteristisch für das Aussehen der Amöbe.

Eine contractile Vacuole ist stets vorhanden; sie füllt sich ziemlich langsam (10—20 Minuten) nnd entleert sich plötzlich dnrch eine weite, kraterartige Mündnng, welche mehrere Seknnden offen bleibt, nm dann nnter eigentümlicher Fältelung ihrer Wände zusammenzusinken.

Die Umfließung von Nahrungsbestandteilen erfolgt genan in derselben Weise, wie dies von den übrigen Amöbenformen oft beschrieben wurde. *Amoeba vespertilio* frißt sowohl kleine Algen,

Bacterien, Diatomeen, Pilze, als auch Larven und Eier von kleinen Tieren: Crustaceen, Würmern, Rotatorien. In ganz ähnlicher Weise, wie dies Rhumbler (98) beschrieben hat, sah ich sie sich an langen Algenfäden entlangfressen, oder Teile aus deren Mitte herausverdauen. Wenn sie größere Eier oder Larven überzieht oder Algenfäden einhüllt, wird sie ganz deformiert. Als ganz dünne Hülle die betreffenden Opfer überziehend, bequemt sie sich vollkommen deren Form an, so daß oft kaum Substanz zur Bildung einiger kleiner Pseudopodien übrig bleibt. Im Falle, daß Objekte ins Innere der Amöbe aufgenommen und dort verdaut werden, sind sie wie üblich in einer Nahrungsvacuole eingeschlossen, welche monströs groß sein kann, wenn die Amöbe Tiere verschlungen hat, welche ihre eigene Größe, um das mehrfache übertreffen; so z. B. wenn sie kleine freilebende Nematoden oder Rotatorien aufgenommen hat, was sie sehr häufig tut, in ganz ähnlicher Weise, wie dies Nereshelmer für *Amoeba dofleini* geschildert hat.

Sehr merkwürdige große Vacuolen konnte ich häufig bei den Amöben der Zoochlorellenkulturen feststellen; diese Vacuolen müssen eine relativ feste Substanz enthalten, denn sie werden oft lange Zeit auf kaminartig vorragenden Pseudopodien, in deren distalem Teil sie stecken, wie ein Ei im Eierbecher, emporgehalten (Fig. M).

Die Cystenbildung wird weiter unten, gelegentlich ihrer experimentellen Erzeugung ausführlicher behandelt.

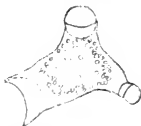


Fig. M.
Eigentümliche Vacuolenbildung bei *Amoeba vespertilio*.

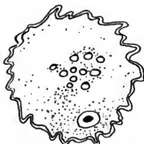


Fig. N.
Ausgefressene *Amoeba vespertilio* mit doppelt konturierter Hüllschicht.

Hier sei zum Schluß der Beschreibung noch erwähnt, daß die äußerste Hüllschicht des Ectoplasmas ziemlich klebrig ist; es ist leicht mit ihrer Hilfe die Amöbe beim Abtöten am Objektträger anzukleben, auch lassen sich Fäden aus ihr ziehen. Man hat den

Eindruck, als ob eine gallertige Hüllschicht von sehr geringer Dicke das Tier in seiner ganzen Ausdehnung jederzeit überziehe, indem sie wie ein lockerer Sack alle Bewegungen des Protoplasmas mitmacht. Darauf weist auch folgende Erfahrung hin: gelegentlich beobachtete ich abgestorbene Amöben, welche von Bacterien und kleinen Flagellaten ausgefressen wurden. Dabei blieb die verschrumpelte äußerste Schicht nebst dem Kern übrig; auch einige körnelige Krümel, Plasma- und Nahrungsreste fanden sich noch innerhalb des Sacks (s. Fig. N). Der Sack war deutlich doppeltkonturiert. Ganz auszuschließen ist es in diesen Fällen allerdings nicht, daß es sich um eine Gallertschicht handelte, welche von der Amöbe bei dem Versuch sich zu encystieren, vor dem Absterben ausgeschieden wurde.

B. Experimentelles.

1. Einfluß der Temperatur.

In der Hoffnung die Amöben dadurch zu geschlechtlichen Vorgängen zu veranlassen, wie dies R. Hertwig und anderen bei verschiedenen Protozoen gelungen ist, setzte ich sie längere Zeit Temperaturen aus, welche von der herrschenden Mitteltemperatur erheblich abwichen. Da der beabsichtigte Erfolg nicht erreicht wurde, so gab ich die Versuche bald auf. Einige der bei dieser Gelegenheit gemachten Beobachtungen sind aber immerhin der Mitteilung wert.

Amoeba vespertilio erwies sich als sehr anpassungsfähig und zwar vertrug sie bemerkenswerterweise hohe Temperaturen besser als tiefe. Noch bei Temperaturen von über 30° C war sie außerordentlich beweglich; ihr Plasma war sehr dünnflüssig, dementsprechend die Pseudopodienbildung sehr reichlich, die Lokomotion sehr rasch. Der Stoffwechsel schien sehr gesteigert, doch war offenbar der Abbau besonders intensiv; denn trotz reichlicher Nahrung wurden die Tiere immer kleiner, bis sie etwa nur $^1/_5$ ihrer ursprünglichen Größe besaßen.

Eine Kultur lebte wochenlang bei einer Temperatur von fast 37° C, ohne sich irgendwie geschädigt zu zeigen. Als ich nach ca. 4 Wochen den Versuch abbrach, waren noch zahlreiche Individuen am Leben; Ernährung, Bewegung und Teilung war immer regulär vor sich gegangen. Der Versuch ist deswegen von Interesse, weil er zeigt, wie leicht ein solches Tier aus dem saprophytischen

Leben zum Parasitismus in einem Warmblüter übergehen könnte, soweit die Temperatur als Existenzbedingung in Frage kommt.

Bei einer Erniedrigung der Temperatur auf ca. 5 ° C werden die Tiere sehr träge und langsam. Während bei den Wärmetieren die charakteristischen zackigen Pseudopodien, welche fast nur aus Ectoplasma bestehen, gebildet werden, nehmen die Kältetiere eine unregelmäßig polygonale Form mit schwacher Pseudopodienbildung an. Der Ectoplasmasaum wird ganz schmal, an vielen Stellen ist er kaum sichtbar. Die Tiere fressen sehr wenig; da aber die Vermehrung ebenfalls sehr verlangsamt ist, wachsen sie zum Teil zu sehr bedeutenden Größen heran. Die größten von mir gemessenen Exemplare hatten einen Durchmesser von 300—400 μ.

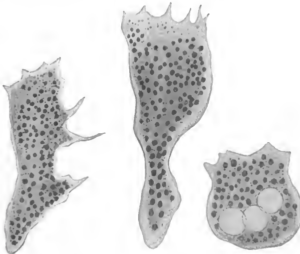


Fig. O. Fig. P. Fig. Q.

Fig. O, P. Q. Drei Stadien des zunehmenden Kälteeinflusses. Riesenformen mit ganz geringer Pseudopodienbildung.

Höhere Temperaturen als 37 ° C führen zur Abkugelung der Amöben und zum Absterben.

Bei tiefen Temperaturen (+ 2 bis 4 ° C) erstarren die Tiere, entsprechend den Erfahrungen der früheren Autoren, ohne sich vorher abgekugelt zu haben.

Die Kerne der Tiere aus den Wärme- und Kältekulturen waren nicht sehr auffallend verschieden, weder im allgemeinen in der

Größe noch im gegenseitigen Verhalten der Snbstanzen. Daher, und weil die Versuche zu kurze Zeit hindurch fortgeführt waren, habe ich keine Messnngen vorgenommen.

2. Chemische Einflüsse.

Ganz geringe Veränderungen in der chemischen Znsammensetzung des Wassers, in welchem die Amöben gezüchtet wurden, waren von dentlichem Einfluß anf die Tiere. Die verschiedenen Amöbenarten verhalten sich ja in ihren Ansprüchen an die chemische Znsammensetzung des umgebenden Mediums sehr verschieden. Nicht nur daß wir Amöben des Meerwassers von solchen des Süßwassers unterscheiden können nnd daß wir diesen die parasitischen Formen gegenüberstellen müssen; anch in jedem dieser Medien sind die verschiedenen speziellen Lebensbedingungen von verschiedenen Amöbenarten bevorzngt. Ich sage absichtlich „bevorzngt“, weil sie nicht absolut bedingend sind. Denn anch an die chemische Znsammensetzung der Umgebnng sind die meisten Amöben anßerordentlich anpassungsfähig, allerdings nicht alle. Man kann Süßwasseramöben durch allmähliche Überführnng ans Meerwasser gewöhnen; man kann *Amoeba proteus*, welche besonders gnt in etwas fauligen, stark bacterienhaltigen Gewässern gedeiht, anch auf einem Rasen von grünen Algen nnd Diatomeen züchten. Dagegen ist *Pelomyxa* sehr empfindlich gegen Veränderungen des Medinms; sie lebt in der Regel in schlammigen, stark nach Schwefelwasserstoff oder nach Sumpfgas riechenden Wassern. Eine Verdünnnng dieses Medinms ist fast immer tödlich für sie. *Amoeba vespertilio* nun gedeiht besouders gut in klaren Snmpf- oder Moorwassern, welche reich sind an einzelligen Algen nnd an Diatomeen. Sie ist sehr empfindlich gegen Änderungen des Medinms; wenn z. B. die Fäulnis verwesender tierischer Substanzen, so etwa von Insektenleichen einen gewissen Grad erreicht, kugeln sich alle Individuen in der Kultnr ab. Bei Zufuhr frischen Wassers werden die Individnen wieder beweglich nnd normal; wird das Wasser aber nicht aufgefrischt, oder steigt der Grad der Fäulnis, so verharren die Amöben tagelang im abgekugelten Znstand, nm dann, nach Bildung einer großen Vacuole, langsam abzusterben, wobei sie in feine Granula zerfallen. Immer wieder sah ich bei Überfütterung einer Kultur diese nämliche Erscheinung auftreten, nnd wurde anfangs öfter durch sie getäuscht, indem ich in der Abkngelung der Amöben eine wichtige Cystenbildung zn erkennen glaubte. Möglicherweise war es nur die Ansäuerung des Wassers, welches

das Phänomen der Abkugelung herbeiführte. Säuren wirken ja sehr intensiv auf *Amoeba vespertilio;* schon ganz schwache Lösungen von Salzsäure lassen die Amöbe in der Stellung, welche sie momentan einnimmt, plötzlich erstarren. Es ist daher sehr leicht, *Amoeba vespertilio* mit ausgestreckten Pseudopodien zu konservieren, wenn man Pikrinessigsäure oder angesäuerte Sublimatlösung verwendet.

Ganz anders verhält sie sich in alkalischen Lösungen. Da werden die Pseudopodien zunächst breitlappig; das Tier, welches auf jeglichen Reiz sich ja zunächst zu kontrahieren sucht, streckt nach der Überführung in alkalische Lösung ganz langsam stumpfe, träge Pseudopodien aus; nach einiger Zeit beginnt aber eine Anzahl der Individuen eine merkwürdige Erscheinung zu zeigen. Am Hinterende bilden sich dichte Büschel ganz feiner kurzer fingerförmiger Pseudopodien, welche der Amöbe ein sehr eigentümliches Aussehen geben (Fig. R).

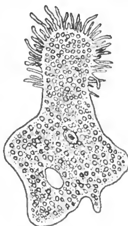


Fig. R. *Amoeba vespertilio* nach Einwirkung von verdünnter Kalilauge.

Alle diese Beobachtungen wurden gelegentlich gemacht, verdanken nicht planmäßigen Experimenten ihre Feststellung. Ebenso ist eine Beobachtung zufällig gemacht worden, welche zeigt, welchen Einfluß der Salzgehalt des umgebenden Mediums auf die *Amoeba vespertilio* hat. Wenn ich die Tiere unter dem Deckglas oder im hängenden Tropfen züchtete, so wurden die sämtlichen Individuen nach einiger Zeit klein, sternförmig mit langen, fadenförmigen Pseudopodien und ihr Plasma war sehr zähflüssig. Ich bringe dies in Zusammenhang mit der durch den steten Ersatz des verdunsteten Wassers gesteigerten Konzentration des Salzgehaltes in dem Kulturtropfen.

Für die Deutung dieser Erscheinungen verweise ich auf die Versuche von Verworn und besonders von Rhumbler, dessen wichtige theoretische Erörterungen die Gestaltveränderungen bei den Amöben auf Änderungen der Oberflächenspannung zurückführen. Meine Versuche stimmen in ihrem Resultat sehr gut mit seinen Anschauungen überein.

3. Die Encystierung.

Langsam auftretende schädigende Einflüsse führen die Bildung einer Cyste herbei. Doch ist es mir nicht gelungen, die Bildung einer Dauercyste vollkommen experimentell zu beherrschen.

Ist der schädigende Einfluß zu heftig, so stirbt die Amöbe ab, ohne vorher eine Cyste gebildet zu haben. Dann sehen wir die mehr oder minder abgekugelten Tiere oft tagelang in der Kultur liegen, ohne daß zunächst eine Veränderung an ihnen wahrnehmbar ist; dann treten im Innern große Vacuolen auf, das Plasma wird sehr stark lichtbrechend, schließlich platzt das Ectoplasma an irgend einer Stelle; das flüssige Entoplasma quillt hervor, und nach einigen Stunden findet sich an Stelle der Amöbe nur ein Körnerhaufen, welcher Reste der Nahrungspartikel umschließt und welcher dann von Bacterien und kleinen in der Kultur vorhandenen Protozoen zerstört wird.

Das geschieht bei Nahrungsmangel, Sauerstoffmangel, Anhäufung von Zersetzungsprodukten in der Kultur, Zusatz von Alkali, zu starker Erwärmung der Kultur usw. In manchen Kulturen ist aber eine große Neigung zur Cystenbildung vorhanden. Da genügt schon die Übertragung der Amöben auf den Objektträger, um diese einzuleiten. Aber alle die oben genannten Schädigungen haben denselben Effekt, wenn ihr Einfluß sich nicht zu plötzlich geltend macht und nicht zu rapid ansteigt. Genau in derselben Weise verhalten sich Individuen, welche von Parasiten befallen sind, auch bei ihnen ist die Neigung sich abzukugeln, eine sehr große.

Die Encystierung geht bei *Amoeba vespertilio* folgendermaßen vor sich: das Tier zieht seine Pseudopodien ein und kugelt sich unter Ausstoßung einzelner Fäkalballen zu einer ziemlich vollkommenen Kugel ab. Sehr bald schon erscheint sie von einer doppeltkonturierten Hülle umgeben, welche wasserhell durchsichtig ist und eine weiche Konsistenz besitzt (vgl. Taf. XVII Fig. 6). Ringsum erscheint eine solche Cyste von Fortsätzen bedeckt, welche fast wie kurze, feine Pseudopodien aussehen. Sie sind manchmal breit, lappenförmig, manchmal dünn fingerförmig, oft distal verbreitert und in Zipfel geteilt und sehr feingezackt (Taf. XVII Fig. 6G). Während ihrer Entstehung sind sie offenbar zähflüssig und klebrig. Dieselbe Konsistenz scheint die doppeltkonturierte Cystenhülle zu besitzen, von deren Außenseite sie entspringen.

Der Amöbenkörper ist innerhalb dieser Cysten klar, durchsichtig; man erkennt beim lebenden Tier mit Leichtigkeit den Kern

und eine große exzentrisch gelegene Vacuole (Taf. XVII Fig. 6*cv*). Eine solche Vacuole kann allmählich sehr groß werden und den Kern ganz auf die Seite drängen.

Oft ist auch eine größere Anzahl von stark lichtbrechenden Körnern im Plasma der Cysten wahrnehmbar, welche — auch bei solchen Cysten, welche später die freie Beweglichkeit wieder erlangen — intensive tanzende Molekularbewegung ausführen. Strömungen im Plasma sind auch nachweisbar, welche den Kern in den verschiedenen Regionen der Cyste herumführen. Doch tritt keine intensive Rotation und Durchmischnng des Cysteninhalts ein.

An den gefärbten Präparaten von solchen Cysten — ich habe ihrer hunderte untersucht — ließ sich am Kern und Plasma keine wichtige Veränderung erkennen. Der Kern war meist durch die große Vacuole gegen die Peripherie gedrängt und stets in der Einzahl im Ruhezustand. Das Plasma des Amöbenkörpers färbte sich ganz schwach und hielt trotz der Cyste den Farbstoff nicht intensiver fest, als dasjenige der freien Amöben.

Nur in jenen Kulturen, in denen die multiple vegetative Teilung nachgewiesen wurde (s. unten), waren außer den einfach abgekugelten oder lappigen Individuen mit mehreren Kernen auch solche mit einer dünnen Cystenhülle vorhanden, bei denen die Kernzahl bis auf 8 vermehrt war.

Bei den hier geschilderten gewöhnlichen Gallertcysten jedoch handelte es sich nur um vorübergehende Bildungen, welche nicht mit Fortpflanzungszuständen in Zusammenhang waren und welche auch in allen von mir beobachteten Fällen nicht zur Bildung von Dauercysten führten.

Vielmehr gingen aus den isolierten Cysten immer nach einigen Tagen, wenn günstige Verhältnisse ihnen geboten wurden, freie Amöben hervor, und zwar aus jeder Cyste nur eine Amöbe. Ich hebe dies ausdrücklich hervor, um den Unterschied gegenüber den unten zu beschreibenden Abkugelungen vor der Teilung und gegenüber den eigentümlichen vorübergehenden Cysten bei *Amoeba proteus* hervorzuheben, aus welch letzteren immer zwei Individuen hervorgehen.

Beim Übergang in den beweglichen Zustand schien mir die gallertige Masse der Cyste direkt auf die Hüllschicht, welche die Körperoberfläche der freien Amöbe bedeckt, überzugehen. Jedenfalls war keine verlassene Cystenhülle nachweisbar. Allerdings ist auch die Möglichkeit zuzugeben, daß die gallertige Substanz sich nicht an der Oberfläche des in Bewegung übergehenden Amöbenkörpers

ausbreitet, sondern vom Ectoplasma resorhiert wird. Da aher eine fadenziehende Substanz jederzeit auf der Oherfläche der *Amoeba vespertilio* nachweishar ist, so erscheint es mir wahrscheinlicher, daß überhaupt die Bildnng dieser temporären Cysten ausschließlich auf Kosten dieser stets vorhandenen, aher im Fall der Not vielleicht in größerer Menge ahgeschiedenen Substanz erfolgt. Auf solche Gallert- und Schleimhildungen bei verschiedenen Rhizopoden des Süßwassers will ich in einer der nächsten „Studien“ znrückkommen.

Anf die Beziehungen dieser temporären Cysten zn den Danerznständen der *Amoeba vespertilio* nnd zu ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung kann ich an dieser Stelle noch nicht eingehen.

4. Die Infektion der *Amoeba vespertilio* mit Zoochlorelien.

Im Oktober 1906 setzte ich in ein Kultnrgefäß, in welchem ich einige durch Zoochlorellen grün gefärbte Exemplare von *Frontonia leucas* zerdrückt hatte, eine Anzahl meiner Amöhen. Dieselben fraßen von den Resten der Frontonien nnd infizierten sich auf diese Weise mit den Zoochlorellen. Nachdem sie eine Zeitlang kümmerlich davongekommen waren, begannen sie plötzlich sehr gut zu gedeihen. Sie wuchsen sämtlich auf eine Größe heran, welche die frühere Durchschnittsgröße nicht nnerheblich übertraf und vermehrten sich lebhaft durch Zweiteilung. Seit Oktoher 1906 bis Mai 1907 hahen sich diese Kulturen — aus der einen sind mittlerweile mehrere geworden — ausgezeichnet gehalten. Die sämtlichen Nachkommen sind während dieser 8 Monate infiziert gehliehen; die grünen Sterne, welche die Knltnren erfüllten, boten stets einen sehr reizvollen Anblick dar. Andere Amöhen, welche ich zu den Kulturen setzte z. B. *A. proteus* hahen sich bisher noch nicht infizieren lassen.

Die Zoochlorellen sind kreisrnnd nnd haben einen Durchmesser von 3—4 μ. Im Entoplasma der Amöben sieht man sie nicht selteu in Teilnng. In ihrem Innern sieht man verschiedene färbbare Gebilde, welche als Kern und Chromatophoren zu deuten sind. Ihr Verhältnis zur Größe der Amöbe und ihre Lagerung im Amöhenkörper ist am besten aus den Fig. 1—5 der Taf. XVII sowie ans den Textfiguren A—K zu entnehmen.

Das Entoplasma der Amöben ist gepfropft voll von ihnen. Wenn ich die infizierten Amöben dem Lichte aussetzte, dabei sie vor allzn greller Bestrahlung durch die Sonne bewahrte, so wuchsen die Knlturen anßerordentlich kräftig heran und enthielten schließlich viele Tausende von Amöben. Trotz der Zoochlorellen fraßen sie

eifrig alle möglichen organischen Substanzen und kleine Tiere; doch sah ich die grünen Amöben selten so große Tiere angreifen, wie ich das von den nichtinfizierten oben beschrieben habe.

Ähnlich wie dies Gruber für seine *Amoeba viridis* beschrieben hat, konnte meine Amöbe infolge ihrer Zoochlorelleninfektion lange Zeit ohne Nahrung aushalten. Daher brachte ich sie viel leichter durch, als ihre farblosen Artgenossen. Nachdem diese in meinen Kulturen schon längst ausgestorben waren, gediehen meine grünen Amöben noch ausgezeichnet weiter. Infolgedessen habe ich die Mehrzahl meiner Beobachtungen, besonders jene über die Teilung des Zellleibs und die Mitose des Kerns an zoochlorellenhaltigen Individuen gemacht.

Junge Amöben, welche aus Cysten zoochlorellenhaltiger großer Individuen durch multiple Teilung hervorgingen, hatten oft keine Zoochlorellen mehr. Wie dies zu erklären ist, habe ich nicht vollkommen ergründen können, da die Cysten Zoochlorellen enthalten. Bei zoochlorellenhaltigen Tieren habe ich die multiple Teilung seltener beobachtet, als bei den farblosen.

Beim Heranwachsen in den Kulturen infizieren sich die jungen Amöben bald wieder mit den grünen Algenzellen; doch ist das Wachstum bis dies geschehen ist, ein ziemlich langsames. Dann erst beginnt ein rapideres Tempo.

C. Die agame Fortpflanzung.

1. Die Zweiteilung.

Für die meisten Amöben ist bisher die gewöhnliche Zweiteilung im lebhaft beweglichen Zustand angegeben worden. Dabei konnte in der Regel eine mitotische Teilung des Kerns nicht nachgewiesen werden, so daß meist in den Lehrbüchern die Vermehrung des Kerns durch amitotische Teilung behauptet wird. Schubotz (05) gibt eine ausführliche Besprechung aller bis 1905 vorliegenden Arbeiten über Teilung und Kernteilung bei den Amöben. Aus dieser geht hervor, daß die neueren Untersucher bei immermehr Formen eine mitotische Kernteilung nachweisen konnten. Schaudinn gibt eine solche für *Amoeba binucleata*, Awerinzeff für *Amoeba proteus* an; nach den in diesem Heft mitgeteilten Untersuchungen von Wenyon ist auch bei *Entamoeba muris* die Kernteilung bei der gewöhnlichen agamen

Zweiteilung eiue primitive Mitose. Schließlich hat anch Vahlkampf für seine *Amoeba limax* eine mitotische Kernteilnng beschrieben. Somit bleiben von Amöben, bei denen eine amitotische Kernteilung angegeben wird, nur übrig: *Amoeba polypodia* nach F. E. Schulze, *A. crystalligera* nach Schaudinn nnd *Entamoeba coli* nach Schaudinn. Ich glaube, daß auch diese Angaben sich nicbt werden bestätigen lassen. Und zwar bieten meine sogleich mitzuteilenden Ergebnisse den Schlüssel dafür, warum die direkte Teilung des Amöbenkörpers nnd -kerns in allen ibren Pbasen so selten beobachtet wurde, und warum es so leicht gescbieht, daß die Kernteilung ganz übersehen oder für eine Amitose gehalten wird.

In reich besetzten Knltnren der *Amoeba vespertilio* finden sicb immer einzelne Individnen, welche in ibrem ganzen Aussehen sich sehr von all den oben beschriebenen nnd abgebildeten Znständen nnterscheiden. Sie erinnern noch am meisten an die sternförmigen Exemplare vom Radiosatypns, wie sie in Fig. E abgebildet sind. Auch hier ist das Entoplasma zn einer kngeligen Masse vereinigt, welche nach allen Seiten knrze Pseudopodien aus sicb bervorgehen läßt; diese sind vollkommen oder zum größten Teil aus Ectoplasma bestebend. Auch zeigen sie eine ganz geringe Beweglichkeit; die Individuen sind nicht an der Unterlage befestigt, sondern rollen bei der Bewegung des Uhrglases hin und her; auch lassen sie sich leicht mit der Pipette berausfangen.

Was sie aber von allen frűber beschriebenen Zuständen der Amöbe unterscheidet, das ist die Form dieser kurzen Pseudopodien. Wie Fig. 39 u. 40 auf Tafel XIX zeigen, sind sie stnmpf lappenförmig, immer etwas länger als dick, manchmal distal keulenförmig angeschwollen, nicht selten gegabelt. Nach allen Seiten, wie die Stachel einer Kastanienfrucht abstebend, umgeben sie in ibrer Gesamtheit den dunkleren von Inhaltsgebilden erfüllten eigentlichen Körper der Amöbe wie ein hyaliner Mantel. Bei vielen Exemplaren überwiegt die Masse des centralen Körperanteils viel mehr gegenüber den Pseudopodien, als das bei den in Fig. 39 u. 40 abgebildeten Individuen der Fall ist. Es bilden dann die kurzen lappigen Psendopodien einen viel schmäleren Saum um das Tier.

Hat man ein solches Individunm auf dem Objektträger isoliert, so kann man mit Sicherheit alle Stadien der Teilung am lebenden Tier verfolgen. Ja ich glaube mich sogar zu der Annahme berecbtigt, daß alle Individnen bei der Teilung diese Pbase durchmachen. Denn alle so anssehenden Exemplare, welcbe ich lebend beobachtete, wandelten sich durch Teilung in zwei Individuen um,

alle diejenigen, welche ich konservierte zeigten an Kern und Weichkörper die charakteristischen Kennzeichen der Teilung.

Beobachtet man ein Exemplar, wie es in Fig. 39 abgebildet ist, lebend, so kann man nach wenigen Minnten bemerken, daß es sich in die Länge streckt, so daß es im optischen Durchschnitt oval erscheint. Sowohl das im optischen Durchschnitt kreisrunde Stadium der Fig. 39 als auch das ovale der Fig. 40 scheinen von oben nach unten etwas abgeplattet zn sein.

Die Pseudopodien zeigen in diesem Stadinm eine schwache Beweglichkeit, welche von jetzt an allmählich zunimmt. An jedem Pol, meist beiderseits anf der gleichen Seite der Längsachse wird eine Vacnole sichtbar, welche ihre Kontraktionen offenbar nur sehr langsam ausführt. Im Plasma der centralen Masse ist eine träge Bewegung nachweisbar, welche allmählich besonders in der Gegend der zur Längsachse senkrechten Medianebene, also des Äquators der ganzen Bildnng, zunimmt. Hier bildet sich eine Ringfurche aus, es tritt eine Anfhellung ein, indem das Entoplasma sich nnn nach den beiden Enden zu konzentriert. Das ganze Gebilde wird, indem die beiden Enden kugelig anschwellen, bisquitförmig (Fig. 41). Die nnnmehr deutlich markierten künftigen Teilhälften des Tiers schwellen an, so daß das ganze Gebilde jetzt eine erheblich größere Masse zn haben scheint als vorher. Es ist dies teils dadurch bedingt, daß die Vacuolen (*cv*) stark gewachsen sind, teils anch durch die jetzt wieder beginnende Expansion des Ectoplasmas. Die Pseudopodien nehmen wieder breitere lappige Formen an, die Enden beginnen wieder Zacken und Ecken zu zeigen (Fig. 42).

Nun setzt eine allmählich immer stürmischer werdende Bewegung des gesamten Plasmas ein. Zunächst macht sich diese in der Gegend des Äquators bemerkbar, wo eine Menge von lappigen Pseudopodien hervorschießen und einem lebhaften Wechsel ausgesetzt sind (Fig. 42 u. 54). Diese vielen kleinen Pseudopodien greifen alternierend zwischen einander, wie die Finger zweier gefalteter Hände oder die Zähne zweier Zahnstangen. Sie sind in der Hauptsache ectoplasmatisch, und an ihnen wie anch an den jetzt an der ganzen Peripherie anftretenden flachen Pseudopodien kann man vorzüglich am lebenden Objekt die alveoläre Struktnr des Protoplasmas erkennen.

In den distalen Abschnitten werden jetzt die Pseudopodien immer länger, an ihrem Aufbau nimmt das Entoplasma, welches jetzt selbst in stürmischer Bewegung sich befindet, immer mehr Anteil. Die jetzt entstehenden Psendopodien nehmen immer mehr die zackigen Formen an, welche für die *Amoeba vespertilio* charakteristisch sind.

Die Pseudopodien der beiden Tochtertiere beginnen nun auf der Fläche der Unterlage Festheftungspunkte zu suchen und ziehen sodann die Teilhälften immer mehr auseinander. In der äquatorialen Ebene bleiben diese jedoch oft noch längere Zeit durch verschiedene schmale Brücken verbunden (Fig. 42 u. 54), welche nach und nach durchreißen, bis schließlich nur noch eine übrig bleibt (Fig. 43). In diesen Brücken ist deutlich eine längsstreifige Anordnung des Protoplasmas erkennbar.

Die beiden Tochtertiere haben nnterdessen immer mehr an Größe zugenommen, indem eine ganze Anzahl von Vacuolen im Entoplasma anftrat nnd dies letztere sich immer mehr verflüssigte. Offenbar war dies durch Flüssigkeitsaufnahme von anßen bedingt. Im Zusammenhang damit wuchs auch stets die Beweglichkeit der Tochterhälften in ihrem Gesamtplasma.

Diese ganzen Vorgänge gingen mehr oder minder ruckweise, nicht in kontinnierlicher Folge vor sich. Manchmal schienen alle Teilungsfortschritte für einige Zeit zn sistieren, oft anch ein erreichter Fortschritt wieder rückgängig gemacht zn werden, indem die Teilhälften sich mit einem Ruck wieder enger zusammenschlossen. Manchmal war es deutlich erkennbar, daß dies seine Ursache darin hatte, daß die Pseudopodien ihre Fixationsstelle verloren, woranf die Körperhälften wieder zurückschnellten und mit einem Teil ihres Plasmas wieder verschmolzen.

Doch liefen alle Vorgänge sehr rasch ab. Vom Stadinm der Fig. 39 bis zu dem der Fig. 43 pflegten 15 bis höchstens 45 Minuten zu vergehen.

Anch jetzt — im Stadinm der Fig. 43 — kann noch ein plötzlicher Rückschritt den Abschluß des ganzen Teilungsvorganges verzögern. Währeud er nach der Analogie anderer Fälle in wenigen Minuten abgeschlossen sein sollte, sah ich oft den schmal ausgezogenen Strang, welcher als dünne Brücke die beiden Tochterhälften verband, wieder anschwellen, die beiden Tiere wieder in engere Verbindung nntereinander treten und manchmal noch stundenlang vereinigt umherkriechen, ehe die definitive Teilnng stattfand. Ein solches Paar ist in der Fig. 3 auf Taf. XVII abgebildet. Tötet man solche Individuen ab nnd färbt sie, so sind stets zwei fertig ausgebildete Kerne vorhanden, welche keine Anzeichen einer kürzlich überstandenen Teilung in ihrem Bau zur Schau tragen.

In diesen Erscheinnngen ist der Grund dafür zu suchen, daß ich anfangs unter tansenden von Individnen kaum einige Teilungsstadien der Kerne fand. Stets wurde an zn späten Stadien die Be-

obachtung begonnen; infolgedessen waren die charakteristischen Teilungsstadien der Kerne schon längst vorbei. Wenn ein ähnlicher Modus der Teilnng auch bei anderen Amöben vorkommt, und einige Beobachtungen, welche ich gemacht habe, weisen mich auf diese Annahme hin, so ist leicht zu verstehen, warnm bei Amöben bisher die einfache Zweiteilung so selten beobachtet wurde.

Während die äußere Form der *Amoeba vespertilio* die Stadien der Fig. 39—41 durchmacht, geben in ihrem Innern die meisten Stadien der Kernteilnng vor sich. Nachdem ich diesen Zusammenhang einmal erkannt hatte, konnte es mir nicht schwer fallen, diese Stadien zu konservieren und zu studieren. Leider entdeckte ich diese Tatsachen erst, nachdem von meinen Kulturen nur mehr diejenigen, welche mit Zoochlorellen infiziert waren, lebten und gut gediehen. Die Zoochlorellen verdeckten in ihrer Masse vollkommen den Kern, so daß ich am lebenden Tier nichts von ihm bemerken und somit die Teilungsvorgänge am lebenden Tier nicht studieren konnte. Auch war es infolge dieser Massen von Zoochlorellen in den meisten Fällen nicht möglich, die Färbung mit Eisenhämatoxylin oder einem anderen Hämatoxylin anzuwenden. Mit diesen Farbstoffen färbten sich die Algenzellen sehr intensiv, so daß alle Kernstrukturen am Amöbenkern dadurch verdeckt wurden. Infolgedessen war ich auf die Färbung mit Boraxkarmin angewiesen, welche ich an den mit Sublimat oder mit Pikrinessigsäure fixierten Objekten durchführte und welche sehr gnte Resultate ergab. Doch stellte sich dabei heraus, daß in dem abgekugelten Individuum sich niemals die frühesten Anfangsstadien der Kernteilung fanden. Diese müssen vielmehr vorher schon begonnen haben. Da ich bisher kein Merkmal gefunden habe, an welchem die zur Teilung sich erst anschickenden Tiere zu erkennen sind, war ich zn ihrer Auffindung auf den Zufall angewiesen, welcher mir auch insofern günstig war, als ich in zwei Fällen ganz frühe Stadien der Mitose anffand, welche für das Verständnis der Amöbenkernteilung von der größten Wichtigkeit sind.

Ich habe oben geschildert, wie der Kern von *Amoeba vespertilio* im Leben aussieht. Auch im konservierten Objekt zeigt er das charakteristische, oft beschriebene Bild der Amöbenkerne. Es ist ein großer, bläschenförmiger Kern mit einem deutlichen, stark färbbaren Binnenkörper (vgl. die Fig. 2 Taf. XVII, 38 Taf. XVIII). Bei stärkeren Vergrößerungen läßt sich sowohl an Boraxkarmin als auch an Eisenhämatoxylinpräparaten sehr schön die feinere Struktur stndieren.

Das gesamte Kerngebilde ist meist im optischen Durchmesser kreisrund (Fig. 47 u. 48), manchmal auch oval (Fig. 46); von oben nach nnten ist es abgeplattet, wenn auch nicht zu einer vollkommenen Linsenform, wie dies bei *A. proteus* der Fall ist. Die äußere Kontnr ist immer sehr scharf, wenn man auch nicht von einer dicken Kernmembran reden kann. In manchen Präparaten sieht allerdings die periphere Masse fast wie eine starke Membran aus; das wird wohl auf eine Schrumpfung bei der Konservierung zurückzuführen sein. Denn bei gut konservierten Objekten kann man sehen, daß die periphere Hüllschicht des Kerngebildes aus einem feinen Netzwerk besteht, welches den Binnenkörper in Form eines Ringes (auf dem optischen Durchschnitt) umgibt. Das achromatische Netzwerk enthält stärker färbbare Partikel; in seiner Gesamtheit ist der periphere Ring aber stets viel blasser gefärbt als der Binnenkörper (s. Taf. XVIII Fig. 15 u. 16), wie er denn anch am lebenden Objekt durch viel geringere Lichtbrechung sich abhebt.

Im lebenden Präparat erscheint anch der Zwischenraum zwischen der Randzone nnd dem Binnenkörper vollkommen wasserhell; in ihm sind keinerlei Differenzierungen erkennbar. Auch in den gefärbten Präparaten sieht man in diesem Zwischenranm nur einige feine Fäden und Netzchen, welche erkennen lassen, daß der Zwischenraum hanptsächlich von Flüssigkeit erfüllt war.

Der Binnenkörper zeigt eine wechselnde Strnktur, welche offenbar in Beziehung zn den Stoffwechselvorgängen steht. Im allgemeinen ist eine sehr feine Netzstrnktur erkennbar, welche auf einen alveolären Bau schließen läßt. Es ist ein achromatisches Maschenwerk sichtbar, in welches stärker färbbare Partikel von verschiedener Größe, verschiedener Färbbarkeit und wechselnder Lagerung eingestreut sind (Taf. XVIII Fig. 15 u. 16, Taf. XIX Fig. 46 u. 47). Meist ist das Netzwerk sehr fein, ebenso die in ihm eingelagerten Chromatinkörner (Fig. 46 u. 47). Auch finden sich fast immer ein bis zwei stark färbbare größere Klumpen. In anderen Fällen kann die Strnktur eine gröbere sein (Fig. 45); es zeigen sich dann nur einige größere Netzmaschen, deren Wände selbst wieder alveolär gebaut sind nnd das Chromatin teils in feiner Verteilung, teils in klumpenartiger Anhäufung beherbergen. Seltener ist eine ganz feine strangförmige Anordnung der färbbaren Substanz.

In welcher Weise die Spindelbildung sich vorbereitet, ob etwa eine Durchschnürung eines chromatischen Klumpens, wie sie Fig. 47 erkennen läßt, einen einleitenden Schritt darstellt, das kann ich nicht entscheiden. Ebensowenig ob Stadien wie Fig. 44 bedingt

sind durch die Verteilung des Chromatins auf eine bestimmte Anzahl von Chromosomen. Die ersten deutlichen Teilungsschritte, welche mir zu Gesicht kamen, sind in den Fig. 48 und 49 dargestellt.

Sie zeigen uns ein sehr überraschendes Bild. Das ganze Kerngebilde ist stark vergrößert, auf etwa das Doppelte des gewöhnlichen Umfangs. Senkrecht zur Längsachse verläuft eine schon bei schwacher Vergrößerung wahrnehmbare Streifung. Diese wird — wie sich bei stärkerer Vergrößerung herausstellt — durch zwei Phänomene veranlaßt. Erstens ist die Masse des peripheren Rings in Längszügen angeordnet, indem die Maschen des achromatischen Netzwerks in die Länge gezogen sind (Fig. 48 u. 49 *C*); auch sind die auf ihnen befindlichen stärker färbbaren Partikel in die Länge gedehnt. Zweitens — und das ist bei weitem das auffallendste — ist der Binnenkörper verschwunden und an seine Stelle eine Spindelfigur getreten (Fig. 48 u. 49 *Sp*), welche vollkommen deutlich und wohl abgegrenzt ist. Sie ist an beiden Polen zugespitzt und stößt mit diesen Polen an die membranartige Grenze (Fig. 49 *Nm*) des ganzen Kerngebildes an. An den Berührungsstellen ist weder eine Verdickung, Ansammlung von Achromatin, Polplatte, Centrosoma noch eine Andeutung von einer Strahlung zu sehen. Die Spindelfasern sind vollkommen klar und deutlich zu sehen. Sie ziehen von Pol zu Pol durch, man erkennt ihrer ungefähr 8 in der Aufsicht auf die Spindel.

Während die umgebende Substanz nur eine schwache Färbung auch in ihren gröberen Bestandteilen aufwies, waren einzelne Bestandteile der Spindel die stärkst gefärbten Stellen im Präparat. Es waren offenbar die Chromatinelemente des Kerns, welche in der Äquatorialplatte (Fig. 49 *A*) in Form von stäbchenförmigen Körnerreihen angeordnet waren. Dieselben waren bei aller Kleinheit durch ihre distinkte Färbung sehr gut zu erkennen. Ich zählte ihrer zwölf, doch ist ein Irrtum nicht ausgeschlossen, da an einigen Stellen zwei Körnerreihen übereinander zu liegen schienen.

Fig. 48 *A* zeigt die Äquatorialplatte in zwei Tochterplatten gespalten, deren Chromosomen viel kürzer und mehr kurz-stäbchenförmig erscheinen. In diesem Fall konnte ich nur neun Paare zählen, wobei die gleiche Fehlerquelle in Betracht kommt, wie im ersten Falle.

In beiden beobachteten Fällen zeigte die Kernteilungsfigur eine bemerkenswerte Unregelmäßigkeit, welche ich nicht unerwähnt lassen will. Fig. 49 zeigt unter resp. hinter der Spindel liegend einen kugeligen stark gefärbten Körper (Fig. 49 *Nuk*); ich konnte nicht

mit Sicherheit herausbringen, ob er innerhalb der Kernmembran (*Nm*) lag, oder außerhalb im Zellplasma. Ersteres schien mir eher annehmbar.

Eine ähnliche exzentrische Lage zeigt in Fig. 48 eine ringförmig angeordnete Anzahl stark färbbarer Partikelchen (Fig. 48 *Cd*). Sie sehen beinahe aus wie Chromosomen, sind aber unregelmäßiger geformt und angeordnet als diese. Ob eine Beziehung zwischen den beiden exzentrischen Gebilden (*Nuk* und *Cd*) anzunehmen ist, ob sie überhaupt normale, wesentliche Bildungen sind, oder Kunstprodukte infolge der Konservierung, darüber kann ich vorläufig noch keine Meinung aussprechen.

Wir sehen also jedenfalls beim Beginn der Kernteilung von *Amoeba vespertilio* den Binnenkörper in eine mitotische Kernspindel verwandelt, welche ein amitotisch sich teilender Kernmantel umgibt. Dies gegenseitige Verhalten der Kernbestandteile ist in den weiteren Phasen der Teilung zwar noch nachweisbar, aber nicht so sehr in die Augen fallend und ist daher meist übersehen worden.

In der Amöbe vom Stadium der Fig. 39 zeigt der Kern eine Bildung, wie sie in Fig. 50 dargestellt ist. Die Bestandteile der Kernfigur sind nicht mehr scharf voneinander geschieden. Doch kann man deutlich erkennen, daß die äußere Substanz der Spindel deren centrale Bestandteile wie ein weiter Mantel umfasst. Noch sind beide Pole scharf zugespitzt und noch lassen sich sowohl in der äußeren als auch in der inneren Schicht Spindelfasern nachweisen, welche von Pol zu Pol ziehen. Übrigens ließen sich bei diesem Präparat, welches mit Eisenhämatoxylin gefärbt war, sehr deutliche Querverbindungen der einander benachbarten Spindelfasern nachweisen, was den Aufbau der Spindel aus längsgestreckten Alveolenzügen verrät. Die ganze Spindelfigur zeigte eine leichte Torsion, welche durch den spiraligen Verlauf und die Überkreuzung der Spindelfasern ersichtlich wurde.

Die Spindel war schon in der Mitte etwas eingeschnürt und zeigte etwa die Form einer Sanduhr mit auf den Endflächen aufgesetzten Kegeln (Fig. 50 *Pm*). Bis an die Basis dieser Endkegel (*Pm*) waren die Tochterplatten des Binnenkörpers verschoben worden (T_1 u. T_2). Bei genauer Aufmerksamkeit konnte man sehen, daß der centrale Teil der Spindelfasern ihnen zugehörte, während die peripheren einen Mantel um sie herumbildeten. Das war besonders deutlich an dem einen Pol, wo die Tochterplatte (T_2) bei weitem nicht den von den Mantelfasern umschlossenen Raum ausfüllte.

Die Tochterplatten selbst zeigten die Chromosomen nicht mehr dentlich individualisiert; sie bildeten je einen granulierten Ring.

Die Pole der Spindel waren scharf zngespitzt und zeigten keine Spur von Strahlung oder Centrosomen.

Ein ganz ähnliches Stadium, welches wohl nnmittelbar anzuschließen ist, zeigt nach einem weniger gut gefärbten Präparat die Fig. 4 auf Taf. XVII. Hier ist das Chromatin zu einer dichten Platte zusammengedrängt. An dem einen Pol ist am Spindelende eine Verdickung erkennbar, welche ich aber nicht für eine centrosomartige Bildung halte, sondern welche mehr zufällig zu sein scheint (Taf. XVII Fig. 4 *ck*). Die ganz gerade Spindel ist sehr langgestreckt und zeigt keine Spur einer Einschnürung im Äquator. Eine solche, wie sie in Fig. 50 dargestellt ist, verstreicht wohl vollkommen wieder, wenn die Spindel sich in die Länge streckt und die Mantelsubstanz sich nach den Polen zieht.

Das sieht man deutlich an der Fig. 51, welche die Spindel darstellt, welche man in einer Amöbe etwa im Stadinm der Fig. 40 vorfindet. Die Spindel ist ganz lang gestreckt, meist in einer eleganten Schwingung ihres Umrisses das Spiel der in ihr tätig gewesenen Kräfte verratend.

Der centrale Teil stellt einen cylindrischen, faserigen Strang von fast ganz gleichmäßigem Durchmesser dar. Nach den Polen zu geht er etwas fächerförmig anseinander. Da lassen sich auch noch einzelne Spindelfasern, in manchen Präparaten sogar sehr deutlich, erkennen (Fig. 51 T_1 u. T_2).

Die Mantelsubstanz erscheint durch aufgetretene Vacuolen stark kolbenförmig aufgebläht, zum Teil ist sie in einer polaren Verdicknng angesammelt (Fig. 51 T_1, Fig. 52 T_2), zum Teil bildet sie Wände und inneres Netzwerk des neu entstehenden peripheren Kernrings der beiden Tochterkerne.

Aus den Tochterplatten beginnen sich die Binnenkörper wieder aufzubanen. Sie werden bläschenförmig, wobei das Chromatin in Form von einzelnen Körnern (ob der Chromosomen?) an den Wänden des Bläschens angelagert ist.

Im weiteren Verlauf der Teilung, in Stadien, welche zwischen denjenigen der Figuren 40, 41 und 42 liegen, reißt dann die Spindel durch (Fig. 53 *Sp*). Die Fasern der Spindel werden allmählich herangezogen, wobei man oft in späten Stadien die Längsstreifung noch deutlich erkennen kann (Fig. 52 *Spr* 1 u. 2). Die Binnenkörper nehmen immer ausgesprochener bläschenförmige Ausbildung an, wobei das Chromatin zunächst noch in kleinen Klümpchen an

der Bläschenmembran ansitzt (Fig. 52 *Cr*); bald aber, während sich wieder ein achromatisches Netzwerk bildet, wandern die chromatischen Bestandteile in das Innere des Binnenkörpers ein (Fig. 54 N_1 und N_2). Ob dabei die Masse der centralen Spindelfasern in den Binnenkörper wieder aufgenommen wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Doch ist dies wahrscheinlich; es weisen daranf anch Bilder hin, wie sie in den Figuren 8 der Tafel XVII und Fig. 56 der Tafel XIX abgebildet sind. Da sieht man dem chromatischen Kernteil einen achromatischen Klumpen angelagert, welcher sich deutlich von der Mantelsnbstanz abhebt.

Diese letztere geht scheinbar auf verschiedenen Wegen in ihre normale Lage des Ruheznstands über. Entweder nmhüllt sie schon frühzeitig den Binnenkörper von allen Seiten (Fig. 52), oder sie liegt erst als einheitlicher Körper neben dem Binnenkörper, um ihn dann allmählich zu nmfassen (Fig. 54 *C* n. N_2).

Die Kernbestandteile sind nun wieder ein jedes an seinem Orte angelangt, und in der Zeit, während die beiden Tochtertiere sich gänzlich voneinander losmachen, erfolgt die definitive Ordnung der feineren Strnkturen. Doch kommt es vor, daß in schon voneinander getrennten Individuen die Binnenkörper noch bläschenförmig sind nnd randständiges Chromatin aufweisen.

Ganz ähnlich muß offenbar die Mitose bei der von Prowazek (1904) beschriebenen und von E. v. Leyden und W. Loewenthal näher untersuchten *Entamoeba buccalis* verlaufen. Doch konnte wegen der Kleinheit dieses Organismus (die ganze Amöbe mißt nur 6—32 μ) der Vorgang in seinen Einzelheiten nicht verfolgt werden. Auch ist infolge des gleichen Umstandes die periphere Substanz des Kerngebildes so dünn, daß sie den Eindruck einer dicken Kernmembran macht. Immerhin läßt sich mit ziemlicher Sicherheit angeben, daß die Stadien der Fig. 5 von Leyden nnd Löwenthal meiner Fig. 49 nnd ihrer Fig. 8 meiner Fig. 50 entsprechen.

Nach meiner Ansicht haben wir noch bei mehr Amöben ähnliche Teilungsvorgänge zn erwarten und die genauere Erforschung wird nns wohl lehren, daß die wenigen bisher noch für Amöben angegebenen Fälle von Amitose in ähnlicher Weise sich erklären lassen.

Amoeba polypodia ist von F. E. Schulze nur im Leben untersucht worden; es ist leicht einzusehen, daß die von mir beschriebene Amöbenmitose im Leben kaum anders wie eine Amitose aussehen wird. *Amoeba crystalligera* soll nach Schaudinn ebenfalls eine amitotische Kernteilung anfweisen.

Auch für *Entamoeba coli* gibt Schaudinn bei der gewöhnlichen Zweiteilung Vermehrung des Kerns durch Amitose an. Nach den Präparaten Wenyons von der *Entamoeba muris*, welche ich selbst gesehen habe, glaube ich, daß Schaudinn, dadurch daß er zu späte Stadien und vielleicht zu stark gefärbte Präparate untersuchte, sich getäuscht hat. Doch kann man natürlich nicht ohne weiteres mit apodiktischer Sicherheit von einer Art auf die andere schließen.

Die von mir soeben beschriebene Kernteilung der *Amoeba vespertilio* ist sicherlich sehr auffallend und interessant. Zwar sind ähnliche Teilungsbilder schon öfters, besonders bei pflanzlichen Organismen beschrieben worden. Auch sind prinzipiell ähnliche Teilungsfiguren bei Gregarinen und bei den Eiern einiger Metazoen bekannt geworden.

Nirgends hat sich aber noch in einer so auffallenden Weise der Vergleich des ganzen Kerngebildes mit einem eigentlichen Kern und einem ihn umgebenden Chromidialring aufgedrängt. Bei manchen der von mir untersuchten Thalamophoren ist der Kern von der Chromidialsubstanz in einer ganz ähnlichen Weise umschlossen, so daß im Ruhezustand eine große Ähnlichkeit mit einem ruhenden Amöbenkern vorhanden ist, dessen Binnenkörper von der peripheren Substanz umschlossen wird.

Ich will auf eine theoretische Deutung meiner Befunde nicht eher eingehen, als bis ich meine Erfahrungen an Thalamophoren, Flagellaten und Ciliaten veröffentlicht habe. Nur das möchte ich hervorheben, daß — wie ich vor kurzem schon auseinander gesetzt habe (Doflein 1907) — die Theorie von der Doppelkernigkeit der Protozoenzellen wegen ihrer allzu morphologischen Fassung mir unannehmbar erscheint. Aus meinen Beobachtungen ziehe ich vorläufig nur den Schluß, daß in den Amöbenkernen färbbare Substanz — also in der üblichen Ausdrucksweise Chromatin — in zwei verschiedenen Formen auftritt; einmal in Chromosomen der Kernspindel, und zweitens in den färbbaren Massen der Mantelsubstanz. Eine ähnliche Verschiedenheit in den färbbaren Substanzen der Spindelfigur hatte ich ja schon in meiner Arbeit über *Noctiluca* (Doflein 1902) hervorgehoben. Sie ist bei vielen Kernen von Tieren und Pflanzen zu erkennen (vgl. z. B. auch die Micronucleusspindeln von *Didinium* nach Prandtl (1906)) und ist in der neueren Zeit von vielen Autoren beachtet worden.

2. Die multiple Teilung.

Immer wieder fiel es mir auf, daß in den Kulturen zwischen lauter großen und wohlgenährten Individuen der *Amoeba vespertilio*

plötzlich massenhaft kleine Amöben auftraten, welche offenbar zur selben Art gehörten. Wären sie durch gewöhnliche Zweiteilung entstanden gewesen, so hätten mir bei der beständigen Kontrolle, welche ich den Kulturen angedeihen ließ, die Teilungsbilder bei ihrer Massenhaftigkeit nicht entgehen können. Ich dachte daher sogleich an eine multiple Teilung, konnte eine solche aber am lebenden Objekte nicht beobachten.

Erst als ich eine ganze solche Kultur abtötete, entdeckte ich in den Präparaten Stadien der multiplen Teilung. In den bebetreffenden Kulturen hatten zahlreiche Individuen solche Gallertcysten gebildet, wie ich sie oben (S. 267) beschrieben habe. Nicht alle waren vollkommen abgekugelt, wie dies in Fig. 6 auf Taf. XVII und Fig. 55 auf Taf. XIX abgebildet ist. Vielmehr waren viele Individuen von unregelmäßiger Form. Alle zeigten aber eine doppelt konturierte Hülle und hatten alle Pseudopodien eingezogen (Fig. 56 u. 57). Sie unterscheiden sich dadurch sehr wesentlich von den Zweiteilungsstadien. Unter den gefärbten Präparaten fand ich nun zahlreiche 2, 4, 6 und 8 kernige Stadien. Die Kerne hatten alle die typische Form (Fig. 55) oder zeigten noch deutlich die Kennzeichen der eben überstandenen Mitose (Fig. 56); d. h. Chromatin und Achromatin des Binnenkörpers waren noch getrennt und nebeneinander gelagert. Fig. 56 zeigt bei einem solchen Stadium das Chromatin in eigentümlichen Doppelklumpen angeordnet. Da ich solche bei der üblichen Zweiteilung nie gesehen habe, so ist es möglich, daß diese Teilungen nach einem anderen Typus verlaufen als bei der Zweiteilung. Daß aber auch bei der multiplen Körperteilung die Kerne durch mitotische Zweiteilung auseinander hervorgehen, darauf weist auch die Anordnung des Plasmas hin, welche z. B. im vierkernigen Stadium noch deutlich erkennen läßt (Fig. 55), welche Kerne paarweise zusammengehören, indem sie vom gleichen Mutterkern abstammen.

Mehr wie 8 Kerne habe ich nie gefunden; nachdem dieser Zustand erreicht ist, zerfällt der Amöbenkörper in 8 Tochteramöben, welche direkt zu den gewöhnlichen vegetativen Stadien heranwachsen. Es ist dies eine interessante Analogie zur *Entamoeba coli.*

Für diesen Parasiten des menschlichen Darms gibt Schaudinn an, daß er entweder in freiem oder encystiertem Zustand 8 kernig wird, um sodann 8 junge Amöben aus einem Muttertier hervorgehen zu lassen. Schaudinn deutet gewisse Stadien des Kerns, in denen das Chromatin in 8 Portionen der Kernmembran anliegt, als Anzeichen einer multiplen Kernteilung. Der Kern soll simultan in

8 Tochterkerne zerfallen, welche sodann zu den Kernen der 8 Tochteramöben werden.

Ich habe selbst früher solchen simultanen Kernzerfall bei Myxosporidien beschrieben (Doflein 1898). Ich beginne aber neuerdings die meisten Angaben dieser Art sehr skeptisch zu betrachten. Nachdem ich gesehen habe, wie rasch die Kernteilungen bei vielen Protozoen verlaufen, wie vielfach Chromosomenbildung unter ähnlichen Bildern auftreten und wie oft schließlich pathologische Bildungen vorkommen, zweifle ich viele solche Fälle angeblicher multipler Kernteilung an.

Was speziell die Amöben anlangt, so hat neuerdings Wenyon bei *Amoeba muris* beobachtet, daß die Achtkernigkeit der Cysten durch drei aufeinanderfolgende regelrechte Kernmitosen herbeigeführt wird.

Agame Teilung in den Cysten tritt in ganz ähnlicher Weise wie ich sie hier für *Amoeba vespertilio* beschrieben habe, nach Grassi, Casagrandi, Barbagallo und Schaudinn bei *Entamoeba coli*, nach Bütschli und Schubotz bei *A. blattae* auf. Es erscheint mir nicht ganz unwahrscheinlich, daß die von Scheel (99) beschriebenen Cysten von *Amoeba proteus* ein agames Teilungsstadium, analog dem hier erörterten, darstellen.

D. Die Riesenkernbildung der Amoeba vespertilio.

In einer allgemeinen Erörterung über die Natur der Protozoenkerne habe ich (Doflein 1907) die sehr eigenartige Riesenkernbildung, welche ich bei *Amoeba vespertilio* beobachtet hatte, schon kurz erwähnt. Wie ich schon damals schilderte, trat nach mehreren Wochen andauernder Züchtung in einer Kultur plötzlich eine merkwürdige Veränderung auf. Viele Tiere zeigten eine sehr geringe Beweglichkeit, sie waren mehr oder minder rundlich zusammengeballt, bildeten nur kurze lappenförmige Pseudopodien; im Innern vieler Exemplare konnte man einen großen kugelförmigen Körper erkennen, welcher schwärzlich aus dem stark gekörnelten wenig durchsichtigen Protoplasma hervorschimmerte. Zu gleicher Zeit war das Wasser des Kulturgefäßes von einer Unmenge kleinster Flagellaten erfüllt, welche vielfach copulierten. Ich wurde sogleich an die Vermehrungsvorgänge von *Paramoeba eilhardi* und bei Foraminiferen erinnert und suchte die Vorgänge bei meiner Amöbe möglichst genau kennen zu lernen. Da die Undurchsichtigkeit der Individuen das Studium am

lebenden Tier sehr erschwerte, so tötete ich einen Teil der Kultur ab, um die feineren Strukturen am konservierten Objekt zu studieren.

Außer einer Anzahl von Individuen, welche sich in keiner Weise von den normalen agamen Formen unterschieden, fanden sich da nun zahlreiche Exemplare mit sehr abgeändertem Kernbau, welche eine vollständige Serie der Entwicklung von Riesenkernen darboten. Diese Riesenkerne dürfen nicht mit den Riesenkernbildungen verwechselt werden, wie sie R. Hertwig bei *Actinosphaerium* durch Herbeiführung von Depressionszuständen experimentell zu erzeugen vermochte. Vielmehr ließ sich bei ihnen folgendes nachweisen:

Der Anfang der Veränderungen gab sich durch eine Anschwellung des ganzen Kernes kund. Leider waren die Objekte aus dieser Kultur nicht so gut konserviert, daß man alle Details der feineren Struktur hätte genau studieren können. Jedenfalls ließ sich eine Vergrößerung sowohl am Binnenkörper als auch in der peripheren Substanz nachweisen. Manchmal ließ sich in der letzteren auch noch eine Anhäufung stark färbbarer Substanz außer dem Binnenkörper nachweisen.

In den folgenden Stadien treten sehr auffallende Veränderungen ein. Der Binnenkörper wächst nicht mehr heran, dagegen nehmen die peripheren Bestandteile eine immer größere Ausdehnung an. Man erkennt dabei eine Einteilung der immer mächtiger anschwellenden Massen in zwei, vier oder acht Portionen. Dabei ist nicht ganz deutlich zu erkennen, ob diese Massen aus der peripheren Substanz selbst entstehen oder in sie eingelagert sind. Ich nehme jetzt das letztere an. Die stark wachsenden Gebilde sind mehr oder weniger kugelig gestaltet; indem sie bei ihrem Wachstum von der Randzone des Amöbenkerns umschlossen gehalten und gegeneinander gepreßt werden, platten sie sich an den Berührungsflächen ab (Taf. XVII Fig. 8 u. 11; Taf. XVIII Fig. 17, 19—21). Sehr auffallend ist, daß sie eine deutliche Hülle erkennen lassen, welche wie eine Membran jeden dieser Körper mit einer deutlichen Kontur umschließt. Diese Membran ist manchmal etwas gefältelt (Taf. XVIII Fig. 17, 18, 19—21). In manchen Fällen ist die Membran allerdings undeutlich oder es ist gar nichts von ihr zu sehen (Taf. XVII Fig. 10).

Ich nehme an, daß während des Wachstums der Kerneinschlüsse eine Teilung in vier oder acht Portionen stattfinden kann, doch scheint dieselbe auch unterbleiben zu können. In anderen Fällen scheint es auch zu einer viel weiter gehenden Teilung in kleinere Portionen zu kommen. Doch kann man in solchen Fällen keine die

einzelnen Portionen umschließenden Membranen erkennen (Taf. XVII Fig. 9 *Nd*).

Innerhalb der einzelnen Körper erkennt man eine feingranulierte Plasmamasse, welche bier nnd da recht deutlich einen alveolären Ban erhalten zeigt. Sie ist im gefärbten Präparat von zahllosen stark die Farbe annehmenden Brocken erfüllt, welche eine sehr regelmäßige Anordnung zeigen (Fig. 10 n. 11). Es sind dies offenbar Kerne. Ob schon frühzeitig um jeden derselben eine Plasmaportion sich abgrenzt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Jedenfalls war eine solche Abgrenznng in meinen Präparaten nicht wahrnehmbar. Nach später an anderen Objekten gemachten Erfahrungen möchte ich jedoch ihr Vorhandensein in ziemlich frühen Stadien annehmen.

Während des Wachstums der ganzen Gebilde innerhalb des Amöbenkernes hat sich dessen Membran immer mehr erweitert, so daß der Amöbenkern schon eine recht beträchtliche Größe erreicht hat, in diesem Stadium einen Durchmesser von ca. 30 μ. Der Binnenkörper wurde dabei znr Seite gedrängt, meist liegt er in einer Falte zwischen den Kugeln, peripher der Amöbenkernmembran anliegend. Die gegenseitige Anordnung der von der Amöbenkernmembran nmschlossenen Gebilde wird aus den Figuren 19, 20 u. 21 ersichtlich, von denen Fig. 19 dem Amöbenkern bei oberflächlicher Einstellung, Fig. 20 denselben im optischen Durchschnitt, Fig. 21 bei noch tieferer Einstellnng zeigt.

In den anschließenden Stadien wird der Binnenkörper immer mehr zur Seite gedrängt, er wird durch Drnck in die Länge gezerrt nnd zerfällt öfter in mehrere Portionen (Taf. XVII Fig. 8). Später zerfällt er endlich ganz in nnregelmäßige Brocken nnd ist schließlich gar nicht mehr nachweisbar.

Schließlich ist der Amöbenkern zu einer wahrhaft monströsen Größe angewachsen; er nimmt mehr als die Hälfte des ganzen Amöbenleibes ein (Taf. XVII Fig. 12). Ein Tier mit einem solchen Riesenkern bietet einen ganz fremdartigen Anblick dar.

Meist zeigt sich der Riesenkern auf dieser Entwicklungsstufe im Umriß regelmäßig kreisförmig, er ist also offenbar von der Gestalt einer Kngel. Die äußere Kontur ist scharf und regelmäßig. Das Innere ist vollkommen gleichmäßig von den Chromatinbrocken erfüllt, welche so angeordnet sind, daß man den Eindruck erhält, als seien sie immer in den Knotenpnnkten eines alveolären Plasmas angebracht. Besonders fällt die regnläre Anordnung der in paralleler Schicht der Amöbenkernmembran zunächst liegenden Brocken auf.

Vielfach sieht man die in parallelen Reihen angeordneten Chromatinbrocken Reihe für Reihe miteinander alterieren.

Vom Binnenkörper ist keine Spur mehr zu sehen; auch die Membranen der einzelnen Körper sind verschwunden; nur einige Zwischenräume oder Spalten (Taf. XVII Fig. 12) deuten an, wo sich früher die Membranen berührten (Taf. XVII Fig. 12 *Sp*).

Die lebenden Amöben in diesem Stadium zeigen noch eine gewisse Beweglichkeit; vor allem sind bei manchen Individuen starke Strömungen im Protoplasma erkennbar. Ungefähr wenn die Entwicklung diesen Grad erreicht hat, pflegt die „Kernmembran" des Riesenkerns zu zerreißen und die kleinen Körper, welche je einen der kleinen neu entstandenen Kerne umgeben, geraten in das Plasma der Amöben. Da werden sie von den Strömungen umhergetragen. So entstehen Bilder, wie sie Taf. XVII Fig. 13 zeigt. Noch kann man an der Anordnung einzelner Kerne sehen, wie sie im Riesenkern der Amöbe gelagert waren. Dies Bild zeigt eine sehr regelmäßige Gruppierung der Kernchen zu je zweien. Es ist unklar und bei der Kleinheit des Objekts schwer zu entscheiden, ob dies nur durch die alveoläre Struktur der plasmatischen Grundsubstanz bedingt ist, oder ob vielleicht eine allgemeine Teilung der minutiösen Kerne stattgefunden hat, welche noch an der paarweisen Gruppierung je zweier Tochterkerne von gemeinsamer Abstammung erkennbar wäre.

Fig. 14 zeigt eine Amöbe, deren Oberfläche eine lebhaft wogende Bewegung erkennen ließ. An zahlreichen Stellen stülpten sich zitzenförmige Aussackungen vor, schließlich platzte die Amöbe und eine Masse kleiner Körper wurde herausgepreßt, welche mit Hilfe je einer Geißel sich sofort in wirbelnde Bewegung setzten. Innerhalb der zurückbleibenden Amöbenleiche ließen sich noch Reste von Protoplasma mit chromatischen Bestandteilen nachweisen.

Die ausgeschwärmten kleinen Flagellaten waren von ovaler Körpergestalt, hinten etwas zugespitzt, vorn abgestumpft (Taf. XVIII Fig. 22). Sie ließen mit aller Deutlichkeit eine am Vorderende in einer kleinen Vertiefung entspringende Geißel erkennen; manchmal glaubte ich noch eine zweite nach hinten gerichtete Geißel zu sehen. Im Innern des Körpers war in dem granulierten Plasma in der vorderen Hälfte ein undeutlich konturierter Kern und in der hinteren Körperhälfte eine sehr stark lichtbrechende Kugel zu erkennen. Im gefärbten Zustand zeigte sich das Plasma sehr chromatinreich, der Kern chromatinarm. Er war bläschenförmig mit einem stärker färbbaren Binnenkörper.

Die Flagellaten erfüllten schwärmend die ganze Kultur. Bald sah man einzelne Individuen sich gegenseitig umtanzen und nach wenigen Minnten konnte man die oft beschriebenen Vorgänge einer typischen Gametencopulation beobachten. Je zwei Individuen näherten sich einander, umtanzten sich (Taf. XVIII Fig. 23 u. 26), schmiegten sich aneinander, entfernten sicb voneinander, um sogleich das Spiel wieder zu beginnen. Dann legten sie sich aneinander, wobei die Geißeln nach entgegengesetzten Richtungen ragten, um wie rasend nmeinander zu wirbeln (Taf. XVIII Fig. 26). Als sie nach einigen Minuten rubiger wurden, waren sie mit den Vorderenden verschmolzen. Die Umrisse waren etwas nnregelmäßig geworden (Fig. 27). Die Copnla rundete sich allmählich unter amöboiden Bewegungen ab (Taf. XVIII Fig. 28 u. 29), bildete dann eine Cystenbülle, worauf eine kurze Cystenruhe erfolgte (Taf. XVIII Fig. 30).

Manchmal erfolgt auch die Verschmelzung weniger stürmisch, indem sich die Gameten aneinander legen, die Geißeln einziehen (Taf. XVIII Fig. 24 u. 25) und ohne amöboide Bewegungen verschmelzen. In den Cysten sind die Kerne schon verschmolzen (Taf. XVIII Fig. 36 u. 37), offenbar erfolgt die Verschmelzung derselben ungefähr gleichzeitig mit der Vereinigung der Körper (Fig. 35).

Aus den kleinen Befruchtungscysten welche einkernig sind und bleiben, können scbon nach kurzer Zeit (1—2 Tagen) kleine Amöben hervorgehen, welche den jungen durch multiple vegetative Teilnng entstandenen Exemplaren der *Amoeba vespertilio* sehr ähnlich sind (Fig. 31—33).

Solche waren ebenfalls in der Kultur vorhanden und es war daher, da die jungen Tiere lebhaft nmberkrochen, sebr schwer, die Individuen dauernd zu beobachten nnd Verwechslungen zu vermeiden.

Es war fast selbstverständlich, daß ich zunächst glaubte, die gescblechtlicbe Fortpflanzung von *Amoeba vespertilio* beobachtet zu haben. In vielen Punkten schien sich eine enge Beziebung zu den bei anderen Rhizopoden durch Schaudinn beschriebenen Fortpflanzungserscheinnngen zu ergeben. Es scbien nicbt absurd, daß eine Amöbe in manchen Details an die Fortpflanzung der Foraminiferen erinnerte; auch was an Radiolarien gemahnte, konnte bei einem primitiven Rhizopoden ganz wohl vorkommen. Und wenn man den oben angedeuteten Vergleich der Randscbicht des Kerns mit einem Chromidialnetz eines Thalamophoren, des Binnenkörpers mit dem Prinzipalkern eines solchen durchführte, dann konnten sogar die Postnlate der Schaudinn'schen Theorie von der Zweikernigkeit der Protozoenzelle erfüllt scheinen.

War die Randzone als Chromidium der generative Kernbestandteil, so konnte es nicht in Erstannen setzen, wenn ans ihm die Gametenkerne hervorgingen. War der Binnenkörper der vegetative „Prinzipalkern“ so entsprach es durchaus dieser Rolle, wenn er wie der Prinzipalkern von *Chlamydophrys*, von *Echinopyxis* oder der Foraminiferen bei der Bildung der Gametenkerne unbeteiligt blieb und zu Grunde ging.

Kurz der Zeugungskreis von *Amoeba vespertilio* schien sich sehr gut nnserem Wissen von der Rhizopodenfortpflanznng einzugliedern nnd anch von seiten der Theorie waren keine Einwände gegen eine solche Deutung zn erheben. Und so war ich denn eine Zeitlang der Ansicht, daß es sich bei den von mir festgestellten Tatsachen nm normale Fortpflanzungsvorgänge handele, wie aus den Schlußwendnngen meines oben erwähnten Anfsatzes hervorgeht (Doflein 1907).

Ein genaueres Studium hat mich aber jetzt zu einer anderen Dentnng der Befunde geführt. Zwar habe ich die geschilderten Phänomene in meinen Kulturen von *Amoeba vespertilio* nicht wieder zu sehen bekommen. Aber ich habe ganz ähnliche Erscheinungen später bei *Pyxidicula*, einer kleinen Thalamophore des Süßwassers beobachtet. Bei dieser Form konnte ich die Phänomene viel genauer studieren. Ich werde daher die Details erst bei den Bearbeitungen meiner übrigen Untersnchungen an *Pyxidicula* mitteilen.

Ich komme jetzt zn dem Schlnß, daß meine merkwürdigen Befunde an den *Amoeba vespertilio* mit Riesenkernen dnrch Parasitismus zu erklären sind. Und zwar sind wahrscheinlich in der von mir nntersuchten Kultur von *Amoeba vespertilio* zwei verschiedene Kernparasiten vorhanden gewesen. In einigen dieser Präparate fanden sich nämlich in den Amöbenkernen unregelmäßige Körper mit einer größeren Anzahl von Chromatinbrocken im Innern (Taf. XVIII Fig. 34). Diese führe ich auf einen Parasiten zurück, welcher dem von Prandtl (1907) nnter dem Namen *Allogromia sp.* beschriebenen Parasiten der *Amoeba proteus* nahe stehen mnß. Auf ihn führe ich auch einen Teil der von mir beobachteten copulierenden Flagellosporen zurück. Möglicherweise standen diese Formen mit einem kleinen Thalamophoren in Beziehung, welche in den betreffenden Knlturen hänfig vertreten war.

Die oben ausführlich beschriebenen Riesenkernbildungen sind dagegen durch einen anderen Parasiten veranlaßt, denselben oder einen nahen Verwandten dessen, den ich dann bei *Pyxidicula* aller-

dings nicht im Kern sondern frei im Zellplasma auffand und viel genauer stndieren konnte.

Er steht einer Form offenbar sehr nahe, welche im Jahr 1895 Dangeard unter dem Namen *Nucleophaga* heschrieben hat. Die Originalarbeit Dangeard's habe ich mir his jetzt nicht verschaffen können. Aher Penard hat in dieser Zeitschrift Bd. 6 1905 p. 195 einen Anszng aus Dangeard's Arheit gegeben, welcher vollkommen genügt, um festzustellen, daß bei meinen Beohachtungen offenhar ein sehr nahestehender Parasit in Betracht kam. Es hahen nämlich seither Penard (1905) und Gruber (1904) Riesenkernhildung bei Amöhen durch Parasitismus festgestellt. Dangeard hat seine Beohachtungen an *Amoeba proteus* [Rös.](?) gemacht, Gruber an *Amoeba viridis* [Leidy], Penard an *Amoeba terricola* [Greef] und *Amoeba sphaeronucleolus* [Greef]. Als weitere Form füge ich nun die *Amoeba vespertilio* an.

Dangeard hielt den von ihm beschriehenen Parasiten, dem er den Speziesnamen *Nucleophaga amoebaea* [Dang.] gah, für eine Chytridiacee, reihte ihn also den niederen Pilzen an. Meine Beobachtungen an dem Amöbenparasiten reichen nicht ans, nm eine Diskussion der systematischen Stellung des Parasiten zn erlauben. Ich werde später hei der Besprechung des Parasiten von *Pyxidicula* daranf zurückkommen. Hervorheben möchte ich nnr, daß die hei dem Parasiten von *Pyxidicula* von mir heohachteten Schwärmsporen sehr lebhafte Eigenhewegung hesaßen.

Es handelt sich also bei der von mir geschilderten Riesenkernbildung bei *Amoeba vespertilio* nm einen eigenartigen Kernparasitismns. Bei demselben wird — wie meine Beohachtnngen zeigen — znnächst der periphere Teil des Kernes befallen, der Binnenkörper wird zur Seite gedrängt nnd degeneriert. Das hypertrophische Wachstum des peripheren Kernteils ist nm so mehr verständlich, wenn wir diesen in der ohen dargelegten Weise als eine Art von Chromidialkörper hetrachten.

Während der Entwicklnng des Parasiten stellt sich eine biologisch sehr interessante Erscheinung ein. Wie schon Dangeard hervorgehohen hat, sind solche Individnen mit Riesenkernen im Prinzip dnrch Parasitismns entkernte Individnen. Wir haben also die Möglichkeit eine kernlose Protozoenzelle zu stndieren, ohne daß ihr wie hei den Versnchen von Balbiani, Gruber, Verworn, Hofer u. a. eine Verletzung von außen beigebracht wurde. Nnn ist es aber nnverkennhar, daß die von dem Parasiten befallenen Tiere krank sind, wie dies auch Gruber bei seiner *Amoeba viridis* [Leidy] be-

obachtet hat. Und mit der steigenden Zerstörung des Kernes gehen immer mehr die wichtigen Funktionen der lebenden Zelle zurück. Immerhin persistieren sie noch in einem Stadium, in welchem das innere Gefüge des Kernes vollkommen zerstört ist. Bewegung, Nahrungsaufnahme und Tätigkeit der contractilen Vacuole sind noch an Individuen im Stadium der Fig. 10 und 12 nachweisbar. Es geht also aus diesen Erfahrungen hervor, daß zu diesen Funktionen der Zelle, welche in kernlosen Fragmenten sehr bald aufhören, nur bestimmte Substanzen des Kernes, nicht eine bestimmte Gesamtstruktur desselben notwendig ist.

Bemerkenswert ist, daß keiner der bisherigen Beobachter bei der Infektion durch diesen Kernparasiten eine Kernteilung beobachtet hat. Die Störung im Kerngefüge und das Anfhören der gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma verhindern eine solche.

Wie weit die Lebensfähigkeit einer solchen Protozoenzelle mit fast gänzlich zerstörtem Kern geht, kann man mit Hilfe der Beobachtungen an *A. vespertilio* nicht entscheiden. Denn nach einer gewissen Zeit platzt stets der Kern und die Membran der *Nucleophaga*. Dann wird das Plasma des Wirts angegriffen und bald das ganze Tier zerstört.

Dangeard hat in seiner Arbeit auch eine Anzahl von Schlußfolgerungen gezogen, welche zur Zeit ihres Erscheinens (1895) wohl einige Berechtigung hatten, welche er aber heute wohl kaum in der gleichen Weise aussprechen würde. In diesem Sinn sind sie auch von Penard (1905) schon kritisiert worden.

Die Beziehungen, welche Dangeard zu den histologischen Differenzierungen bei Krankheiten höherer Tiere, besonders bei Tumoren und bei Carcinomen vermutet, sind nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens wohl sehr entfernte.

Mehr Beachtung verdient, was er über die Angaben anderer Autoren über die geschlechtliche Vermehrung bei Protozoen, sowie über eigenartige Kernstrukturen bei solchen bemerkt.

Der Fortschritt der Protozoologie seit jener Zeit hat uns ja eine größere Anzahl unanfechtbarer Zeugungskreise von Protozoen kennen gelehrt. Es ist also nicht möglich mit Dangeard: „de faire table rase des diverses théories émises au sujet de la reproduction sexuelle des Rhizopodes.“ Viele der seither beschriebenen Fälle von geschlechtlicher Vermehrung bei den Protozoen können in keiner Weise mit Parasitismus in Zusammenhang gebracht werden. Immer-

hin müssen uns so komplizierte und eigenartige Fälle von Parasitismus zu großer Vorsicht in der Beurteilung der bei vielen Protozoen zu beobachtenden Schwärmsporen mahnen. Es ist in vielen Fällen nur durch langandauernde, vorsichtige Untersuchung und durch Anwendung von viel Kritik möglich, zu entscheiden, ob wirklich Parasitismus oder geschlechtliche Vermehrung vorliegt. Im Fall der *Amoeba vespertilio* hatte ich z. B. damit zu rechnen, daß die ausgeschwärmten Sporen des einen der Parasiten nach der Conjugation bald wieder beweglich wurden. Wie leicht kann da, bei der Beobachtung des lebenden Objekts im hängenden Tropfen, einer Beobachtung, welche sich oft über viele Stunden oder gar über mehrere Tage hinzieht, eine Verwechslung vorkommen: Vor allem, wenn es infolge der Kleinheit der Objekte unmöglich ist, eine vollkommene Isolierung des zu beobachtenden Tiers vorzunehmen.

Wer längere Zeiten Kulturen von Protozoen gezüchtet hat, weiß, wie sehr dieselben durch verschiedenartige Parasiten gefährdet sind. Die Protozoen sind dem Parasitismus durch andere Protozoen, vor allem Rhizopoden, Flagellaten und Acineten sowie durch Bacterien und niedere Pilze ebensosehr ausgesetzt, wie etwa die Schmetterlingsraupen dem Parasitismus durch Ichneumoniden und Tachiniden.

Der *Nucleophaga* schließt sich in dieser Beziehung der neuerdings von Prandtl (1907) bei *Amoeba proteus* und bei *Euglena* unter dem Gattungsnamen *Allogromia* beschriebenen Parasit an. Viele ähnliche Beispiele sind in früherer Zeit durch zahlreiche Forscher schon kurz beschrieben worden. Ich habe in den letzten Monaten in meinen Kulturen Parasiten im Plasma von *Arcella* und *Pyxidicula*, in dem Chromidialnetz von *Difflugien*, in den Kernen von *Pelomyxa* und *Paramaecium*, sowie eine sehr interessante Mastigamöbe im Plasma von *Stentor coeruleus* beobachtet.

Alle diese Beispiele mahnen zur größten Vorsicht und Kritik in der Auslegung von Befunden an Protozoen. Es wird oft die Entwicklung solcher Parasiten sehr schwer von der normalen Entwicklung ihres Wirts zu unterscheiden sein, wenn die beschriebenen Entwicklungscyklen verschiedener Rhizopoden sich als richtig beobachtet herausstellen. Schon deswegen, aber auch wegen der wichtigen biologischen Aufschlüsse, welche wir von solchen Studien erwarten dürfen, ist die Erforschung der Parasiten der Protozoen von großer Bedeutung.

Literaturverzeichnis.

Awerinzeff (1904): Über die Teilnng bei Amoeba proteus. Zool. Anz. Vol. XXVII p. 399.

Bütschli (1878): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. XXX p. 205.

Casagrandi u. Barbagallo (1897): Entamoeba hominis s. Amoeba coli. Studio biologico e clinico. Annali d'Igiene Sperimentale Vol. 7 p. 103.

Dangeard, P. A. (1894): Parasites du noyau et du Protoplasma. Le Botaniste Poitiers. 1894/95. fasc. 6.

Doflein, F. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. XI p. 281.

— (1900): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. Ibid. Bd. XIV p. 1.

— (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena.

— (1907): Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph München 1907.

Grassi, B. (1881): Contribuzione allo studio delle amibe. Rendic. d. R. Ist. Lomb. (2) Vol. XIV.

Gruber (1885): Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 41 p. 219.

— (1904): Über Amoeba viridis Leidy. Zool. Jahrb., Festschr. f. Weismann, p. 67.

Hertwig, R. (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichborni. Festschr. f. Häckel (Jena) p. 303.

— (1903): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. München.

Leyden u. Löwenthal (1905): Entamoeba buccalis Prow. bei einem Fall von Carcinom des Mundbodens. Charité-Annalen XXIX. Jahrg. p. 1.

Mereschkowsky, C. v. (1879): Studien über Protozoen des nördlichen Rußlands. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XVI.

Nereshеimer, E. (1905): Über vegetative Kernveränderungen bei Amoeba dofleini. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 147.

Penard, E. (1902): Faune Rhizopodique du Bassin du Léman. Genf 1902 p. 92.

— (1905a): Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 173.

— (1905b): Catalogue des Invertébrés de la Suisse Sarcodinés. Genève (Georg et Cie.).

Popoff (1907): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. I.

Prowazek, S. (1905): Entamoeba buccalis n. sp. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XXI.

Prandtl, H. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 p. 229.

— (1907): Der Entwicklungskreis von Allogromia sp. Ibid. Bd. 9 p. 1.

Rhumbler (1898): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. VII.

Schaudinn, F. (1894): Kernteilung und nachfolgende Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin V. 38 p. 1029.

— (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1895 p. 130.
— (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 19 p. 547.
Scheel, C. (1899): Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. f. Kupffer. Jena 1899 p. 569.
Schubotz, H. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae Bütschli und A. proteus (Pall.). Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 1.
Schulze, F. E. (1875): Rhizopodenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XI p. 592.
Schouteden, H. (1905): Notes zur quelques Amibes et Choanoflagellates. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 p. 322.
Vahlkampf, E. (1905): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 p. 167.
Verworn, M. (1896): Die polare Erregung der lebenden Substanz etc. IV. Mitteilung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65.
Wenyon, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. I.

Tafelerklärung.

Tafel XVII.

Fig. 1. Kleines Exemplar von *Amoeba vespertilio* Penard, nach dem Leben. *A* Zoochlorellen. *Na* gefressene Alge.

Fig. 2. Gefärbtes Exemplar.
Nu Nahrungskörper. *N* Kern (speziell periphere Substanz). *Nu* Binnenkörper des Kerns.

Fig. 3. Zwei Individuen, aus einem durch Teilung hervorgegangenen, im Moment der Trennung. Zugleich Habitusbild mit charakteristischen Bewegungspseudopodien (nach dem Leben).
N Kern. *Cv* contractile Vacuole.

Fig. 4. Konserviertes, gefärbtes Individuum mit Kernteilungsspindel.
T konzentriertes Chromatin des Tochterkernes. *V* Vacuole. *ck* centralkornartige Verdickung an dem einen Spindelpol.

Fig. 5. Konserviertes Individuum mit zwei Kernen und großer Vacuole. Die Kerne zeigen Spuren einer kurz vorher erfolgten Teilung.
N Kerne. *T* Chromatin der Tochterplatten. *L* neue Kernblase, aus der peripheren Substanz gebildet. *Sk* wahrscheinlich zusammengeballter Rest der Spindelsubstanz.

Fig. 6. Vorübergehende Cystenbildung von *Amoeba vespertilio* Pen.
Cv contractile Vacuole. *G* pseudopodenartige Ausläufer der gallertigen Cystenhülle.

Fig. 7. Amöbe mit beginnender Riesenkernbildung.
Na Nahrungskörper. *Nu* Binnenkörper des Amöbenkernes. *L* durch Parasitismus veränderte periphere Substanz.

Fig. 8. Amöbe mit beginnender Riesenkernbildung.

Nu Binnenkörper in Zerfall begriffen. *L* periphere Substanz in 8 Portionen geteilt.

Fig. 9. Unter dem Einfluß von *Nucleophaga amoebaea* mächtig angeschwollener Kern.

Nl einheitlich gebliebene Hälfte. *Nd* in Portionen zerfallene Hälfte.

Fig. 10. Ähnlich wie Fig. 9. Biskuitförmiger Riesenkern.

Na Nahrungskörper. *N* vacuolisierte Hälfte des Riesenkernes.

Fig. 11. Riesenkern mit deutlichen Membranen (*M*) der einzelnen Parasitenkörper.

Fig. 12. Riesenkern mit 4 Portionen. Binnenkörper und Membranen sind verschwunden.

N Substanz des Riesenkernes. *Sp* Spalten zwischen seinen Portionen.

Fig. 13. Zerplatzen des Riesenkernes, Verteilung seines Inhaltes im Plasma der Amöbe.

Tl hantelförmige Bildungen der chromatischen Substanz (Kernspindeln der Parasitenkerne?).

Fig. 14. Amöbe im Zerfall bei der Bildung der Schwärmsporen des einen der Parasiten.

Tafel XVIII.

Fig. 15 u. 16. Intakte Kerne der Amöbe.

M Membran. *Nu* Binnenkörper. *L* periphere Substanz.

Fig. 17 u. 18. Frühe Stadien der Riesenkernbildung. Der Binnenkörper ist zur Seite gedrängt; mehrere Kernparasiten, wahrscheinlich jüngere Stadien der *Nucleophaga* mit starken Membranen, haben die periphere Substanz verdrängt.

Fig. 19. Oberflächliche
Fig. 20. Mittlere
Fig. 21. Tiefe
} Einstellung desselben Kernes, um die Infektion durch vier getrennte Exemplare von *Nucleophaga* (*L*) zu zeigen. Der Binnenkörper (*Nu*) ist zur Seite gedrängt.

Fig. 22. Schwärmspore (wahrscheinlich zu dem zweiten Parasiten gehörig).

Fig. 23—27. Verschiedene Bilder der Copulation der Schwärmsporen.

Fig. 28 u. 29. Zygote.

Fig. 30. Copulationscyste.

Fig. 31—33. Aus solchen hervorgehende junge Amöben.

Fig. 22—33 nach dem Leben.

Fig. 34. Kern der *Amoeba vespertilio* mit zwei Parasitenkörpern (*P*) in der peripheren Substanz.

Nu zur Seite gedrängter Binnenkörper.

Fig. 35. Verschmelzende Schwärmsporen; gefärbtes Präparat.

NN vereinigte Kerne.

Fig. 36 u. 37. Copulationscysten nach gefärbten Präparaten.

Cy Cystenhülle.

Fig. 38. Junge *Amoeba vespertilio*, durch agame multiple Teilung entstanden.

Na Nahrungskörper. *N* Kern mit Binnenkörper.

Tafel XIX.

(Sämtliche Figuren dieser Tafel beziehen sich nur auf *Amoeba vespertilio* Pen.)

Fig. 39. Typische Abkugelung von *Amoeba vespertilio* vor der Teilung.

Fig. 40. Längsstreckung des sich teilenden Tieres.

Fig. 41. Bisknitform des sich teilenden Tieres.

Fig. 42 u. 43. Allmähliches Auseinanderweichen der Teilhälften. Neubildung von lappigen, spitzen Pseudopodien.

In Fig. 39—43: *Cv* contractile Vacuole. *Pp* die charakteristischen kleinen Pseudopodien der Teilungsstadien. *Z* Zoochlorellen. (Diese Figuren nach dem Leben.)

Fig. 44—57 nach konservierten und gefärbten Präparaten.

Fig. 44. Zerfall des Chromatins im Binnenkörper einer *A. vespertilio* in chromosomenartige Stränge.

C periphere Substanz. *Cc* Chromosomen (?).

Fig. 45—47. Ruhende Kerne von *A. vespertilio.*

C periphere Substanz. *Cc* Chromatin des Binnenkörpers. *L* achromatisches Gerüst des Binnenkörpers. *M* größere, stark färbbare Gebilde im Binnenkörper. *Z* Zoochlorellen in der Umgebung des Kernes.

Fig. 48. Frühstadium der Kernteilung. Spindelbildung des Binnenkörpers.

A Äquatorialplatte in zwei Tochterplatten gespalten. *C* periphere Substanz. *Ca* peripheres Chromatin in einem Gürtel angeordnet. *Sp* Binnenkörperspindel. *Pp* Pseudopodien.

Fig. 49. Etwas früheres Stadium des Kernes.

A Äquatorialplatte, reihenweise angeordnete Chromatinkörner. *Nm* Membran des ganzen Kerngebildes. *C* periphere Substanz. *Nuk* hinter der Binnenkörperspindel liegende stark färbbare Klumpen. *Z* im umgebenden Plasma liegende Zoochlorellen.

Fig. 50. Gestreckte Spindel des Amöbenkernes.

Sp etwas gedrehte Fasern der Hauptspindel. *Pm* Polfasern des Spindelmantels. T_1 T_2 Chromatinmassen der beiden Tochter-Binnenkörper. *Z* Zoochlorellen.

Fig. 51 u. 52. Sukzessive Stadien der Mitose.

C allmählich sich wieder sondernde periphere Substanz. T_1 T_2 die Tochter-Binnenkörper. *Sp* Spindelsubstanz. *Pm* polare Teile der Spindelsubstanz. Spr_1 u. $_2$ Reste der Spindel. *Cr* Chromatinbrocken. *Z* Zoochlorellen.

Fig. 53. Teilungsbild entsprechend dem Stadium der Fig. 40.

Fig. 54. Ebenso entsprechend Fig. 41.

N_1 N_2 die Tochterkerne mit *C* der noch getrennten peripheren Substanz und *Sp* dem Rest der Spindel.

Fig. 55. Agame Teilungscyste. Stadium mit 4 Kernen. Paarweise Zusammengehörigkeit der Kerne deutlich. $N_1 + N_2$ und $N_3 + N_4$.

M die Cystenhülle.

Fig. 56. Agame Teilungscyste mit 6 Kernen. Zusammengehörige Kernpaare $(N_1 + N_2)$ $(N_3 + N_4)$ $(N_5 + N_6)$. Bemerkenswerte Sonderung der Substanzen im Kern.

Fig. 57. Agame Teilungscyste mit 8 Kernen. Zusammengehörige Kernpaare $(N_1 + N_2)$ $(N_3 + N_4)$ $(N_5 + N_6)$ $(N_7 + N_8)$.

Figuren bei verschiedenen Vergrößerungen gezeichnet. Maße im Text angegeben.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

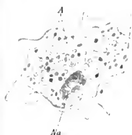


Fig. 1.

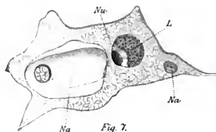


Fig. 7.



Fig. 2.

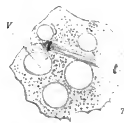


Fig. 4.

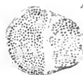

Fig 11.



Fig. 3.



Fig. 5.

Föcfleir gez.

Verlag v. Gustav

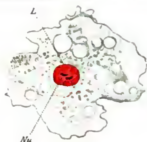


Fig. 8.

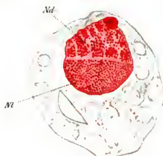


Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 12.



Fig. 6.

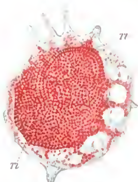


Fig. 13.

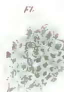


Fig. 14.

ischer, Jena

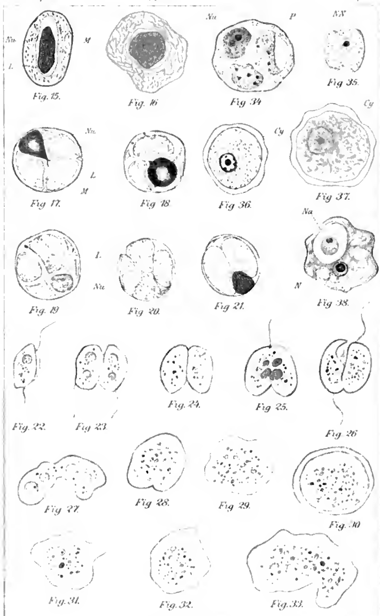


Fig. 15. Fig. 16 Fig. 34 Fig. 35. Fig. 17. Fig. 18. Fig. 36. Fig. 37. Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21. Fig. 38. Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29. Fig. 30. Fig. 31. Fig. 32. Fig. 33.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena

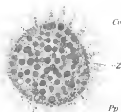


Fig. 39.

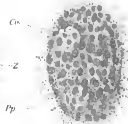


Fig. 40.

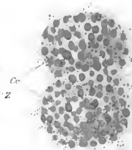


Fig. 41.



Fig. 48.

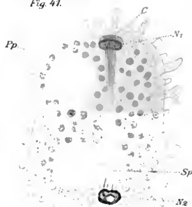


Fig. 53.

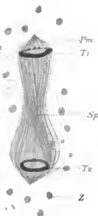


Fig. 50.

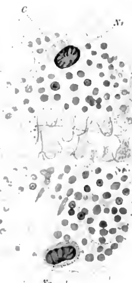


Fig. 54.



Fig. 47.

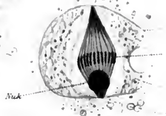
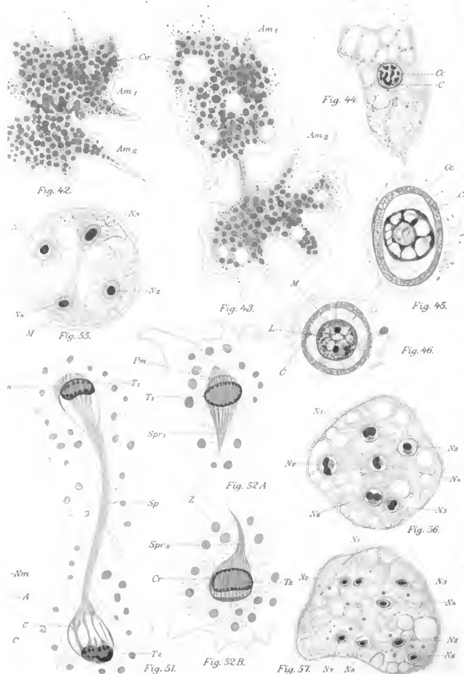


Fig. 49.

Verlag v. Gust



Fischer, Jena








UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 027913042